Série A N° 3660
N° d'ordre 4512

THÈSES

PRÉSENTÉES A

LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

PIERRE AGUESSE

Première Thèse

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES ZYGOPTÈRES DE CAMARGUE

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 8 Mars 1961

devant la Commission d'Examen

MM. P. P. GRASSÉ, Président

M. LAMOTTE
G. PETIT
} Examinateurs

CENTRE RÉGIONAL DE DOCUMENTATION PÉDAGOGIQUE
SERVICE DES IMPRESSIONS
23, Rue Gaston-de-Saporta — AIX-EN-PROVENCE

Série A N° 3660
N° d'ordre 4512

THÈSES

PRÉSENTÉES A

LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

PIERRE AGUESSE

Première Thèse

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES ZYGOPTÈRES DE CAMARGUE

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 8 Mars 1961

devant la Commission d'Examen

MM. P. P. GRASSÉ, Président

M. LAMOTTE
G. PETIT
} Examinateurs

CENTRE RÉGIONAL DE DOCUMENTATION PÉDAGOGIQUE
SERVICE DES IMPRESSIONS
23, Rue Gaston-de-Saporta — AIX-EN-PROVENCE

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

(Janvier 1961)

FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE PARIS

- P R O F E S S E U R S -

Doyen .....J. PERES

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure
DE BROGLIE	T	Théories physiques
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées
PERES	T	Mécanique des fluides et applications
BARRABE	T	Géologie structurale et Géologie appliquée
BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique
PLANTEFOL	T	Botanique
GRASSE	T	Evolution des êtres organisés
PREVOST	T	Chimie organique
BOULIGAND	T	Analyse appliquée à la Géométrie
CHAUDRON	T	Chimie appliquée
WYART	T	Minéralogie et Cristallogr.
TEISSIER	T	Zoologie
MANGENOT	T	Biologie Vég. (Orsay)
AUGER	T	Physique quantique et Relativité
MONNIER	T	Physiologie des Fonctions
PIVETEAU	T	Paléontologie
ROCARD	T	Physique (E.N.S.)
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.)
LAFFITE	T	Chimie Générale
FAVARD	T	Géométrie supérieure
COULOMB	T	Physique du Globe
Mle COUSIN	T	Biologie
CHRETIEN	T	Chimie minérale
DRACH	T	Zoologie
KASTLER	T	Physique (E.N.S.)
EPHRUSSI	T	Génétique
RIVIERE	T	Géologie (Orsay)
GAUTHERET	T	Biologie (P.C.B.)
LUCAS R.	T	Recherches Physiques
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire
ARNULF	T	Optique appliquée
MORAND	T	Physique Enseignement
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.)
FORTIER	T	Mécan. expérimentale des
DANJON	T	Astronomie Fluides
PETIT	T	Biologie maritime
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique
GALLIEN	T	Embryologie
EICHHORN	T	Biologie Végétale (P.C.B.)
DE CUGNAC	T	Biologie Végétale (S.P.C.N.
Mle CAUCHOIS	T	Chimie Physique
THELLIER	T	Physique du Globe
L'HERITIER	T	Biologie Générale (ORSAY)
GRIVET	T	Radioélectricité (ORSAY)
PONCIN	T	Mécanique Générale
DUBREIL	T	Arithmétique et Théorie des nombres
QUELET	T	Chimie Organique
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée
CHAMPETIER	T	Chimie Macromoléculaire
CUVILLIER	T	Micropaléontologie
JUNG	T	Pétrographie
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique
WIEMANN	T	Chimie organique et struct.
JACQUINOT	T	Spectroscopie (ORSAY)
VASSY	T	Physique de l'Atmosphère
DESTOUCHES	T	Théories Physiques
PRUVOST	T	Géologie
AMIEL	T	Chimie des Solides
HOCART	T	Minéralogie et Cristallogr.
J.P. MATHIEU	T	Recherches Physiques
COUTEAUX	T	Biol. Animale (P.C.B.)
MAY	T	Zoologie (ORSAY)
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie
FELDMANN	T	Biologie Végétale (P.C.B.)
GUINIER	T	Physique des Solides (ORSAY
JOST	T	Physiologie comparée
FORTET	T	Calcul des Probabilités
SCHWARTZ	T	Calcul diff. et Intégral
CHOUARD	T	Physiologie Végétale
MALAVARD	T	Aviation (Techn. Aéronaut.)
BRELOT	T	Calcul différentiel
NORMANT	T	Synthèse organique générale
BENARD	T	Chimie (E.N.S.C.P.)
BUVAT	T	Botanique (E.N.S.)
DUGUE	T	Statistiques Mathématiques
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie
ULRICH	T	Physiologie Végétale (E.N.S
MARECHAL	T	Optique théorique et Appl.
KIRRMANN	T	Théories Chimiques
CHADEFAUD	T	Botanique
Mle LE BRETON	T	Physiologie

SALEM	T Mathématiques générales
LELONG	T Mathématiques générales
DEVILLERS	T Anatomie et Histologie comparées
EHRESMANN	T Topologie Algébrique
FRANCON	T Physique (S.P.C.N.)
CLANGEAUD	T Géographie physique et Géologie dynamique
GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.)
PISOT	T Calcul des Probabilités
ROCH	T Géologie
SCHATZMAN	T Astrophysique
TERMIER	T Paléontologie stratigraphique
ZAMANSKY	T Mathématiques générales
LENNUIER	T Physique (P.C.B.)
RIZET	T Génétique (ORSAY)
ROUTHIER	T Géologie appliquée
Mme TONNELAT	T Relativité
DIXMIER	T Mathématiques (M.P.C.)
SOUCHAY	T Chimie (P.C.B.)
AIGRAIN	T Electrotechnique générale
BRUSSET	Chimie minérale
M. LEVY	T Physique théorique des hautes Energies (ORSAY)
Mme CHAIX	Chimie biologique
Mme HUREL-PY	Biologie Végétale (PCB)
PIAUX	Chimie (S.P.C.N.)
BRUN	T Mécan. expérimentales des fluides
LEDERER	T Chimie biologique
Mme DUBREIL	T Mathématiques (Agreg.)
Mme LELONG	T Mathématiques (E.N.S.)
BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.)
COTTE	T Physique (M.P.C.)
DUBOIS J.E.	T Chimie (M.P.C.)
LAMOTTE	Zoologie (E.N.S.)
MICHEL André	T Chimie Minérale (ORSAY)
OLMER	T Energétique générale
ROUAULT	T Physique
GAUTHIER	T Mécanique appliquée
BARCHEWITZ	T Chimie Physique
BROSSEL	T Physique atomique
BUSER	Biologie animale (P.C.B.)
CAMUS	Biologie végétale (P.C.B.)
CASTAING	T Physique (ORSAY)
CURIEN	Minéralogie et Cristallogr.
MOYSE	T Physiologie végét. (ORSAY)
PANNETIER	T Chimie (ORSAY)
POISSONNES	T Biologie Animale (P.C.B.)
PULLMANN	Chimie théorique
TEILLAC	T Physique Nucléaire et Radioactivité (ORSAY)
TONNELAT	Biologie physico-chim.
VILLE	T Econométrie
WILLEMART	Chimie (P.C.B.)
DODE	T Chimie (ORSAY)
FREYMANN	T Physique (S.P.C.N.)
GUINOCHET	T Biologie Veg. (ORSAY)
ROLLET	T Chimie (P.C.B.)
Mle JOSIEN	T Chimie (P.C.B.)
CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et théorie des groupes
ARNOULT	T Electronique (ORSAY)
CHAPELLE	T Physyque (ORSAY)
DELANGE	T Mathématiques (ORSAY)
DENY	T Mathématiques Générales (ORSAY)
GERMAIN	T Mécanique théorique des fluides
LUCAS G.	T Géologie
ALLARD	Chimie Physique
BERTHELOT	T Physique Fondamentale des Hautes Energies (ORSAY)
BRICARD	Météorologie
Mme ALBE-FESSARD	Psychophysiologie
FRIEDEL	Physique des Solides (ORSAY
M. JULIA	Chimie Organ. Structurale
LENDER	Biologie Animale (SPCN) ORSAY
MAGAT	Physico-chimie des rayonnements
Mle QUINTIN	T Electrochimie
MONOD	T Biochimie Cellulaire
BENOIT	T Physiol. Anim. (ORSAY)
DE POSSEL	T Analyse numérique
CHARLOT	T Chimie analytique
HAISSINSKY	T Radiochimie
LEMEE	T Physiol. B.M.P.V. (ORSAY)
GUERIN	T Chimie (ORSAY)
CHATELET M.	Chimie (P.C.B.)
JEAN	Physique (ORSAY)
MATTLER	T Physique (ORSAY)
MICHEL Louis	Physique théor. (ORSAY)
RUMPF	Chimie (P.C.B.)
BERGERARD	Biol. Anim. (SPCN) (ORSAY)
BERTEIN	Electronique (ORSAY)
BOUISSIERES	Chimie des Radioéléments (ORSAY)
Mme COUTURE	Thermodynamique et Mécanique Physique
ELLENBERGER	Géologie appliquée
FRANC	Biol. Animale (P.C.B.)
SCHNELL	Botanique tropicale (ORSAY)
STOLKOWSKI	Biol. Animale (P.C.B.)
ACHER	Chimie Biol. (ORSAY)

BAUDOIN	Biologie
BEAUMONT	Biologie animale
BLAMONT	Géophysique Ionosphère
BOURREAU	Biologie Végétale (S.P.C.N.) (ORSAY)
CURIE D.	Physique (M.G.P.)
DURAND-DELGA	Géologie
FREON	Chimie organique (ORSAY)
HELLER	Physiologie végétale
TORTRAT	Calcul des Probabilités
CAILLEUX	Géologie (S.P.C.N.)
MAGNAN	Physique (P.C.B.)
DAUDEL	Mécanique Ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la Physique nucléaire.
Mle FOURCROY	Biologie Végétale (S.P.C.N.)
BARRAUD	Physiologie cellulaire
NOIROT	Evolution des êtres organisés
Mme FOURES-BRUHAT	T Mécan. Analytique et Mécanique céleste
Mle VEIL	Physiologie Générale
LWOFF	T Microbiologie
SIESTRUNCK	T Mécanique physique et Expérimentale
LACOMBE	T Métallurgie (ORSAY)

SECRETAIRE GENERAL ..... R. POULLAIN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41538123_0019

INTRODUCTION

Le profane, tout comme le biologiste qui séjourne quelques temps, l'été, en Camargue, est frappé par deux traits : l'abondance des Oiseaux et celle des Libellules. Si les premiers ont été étudiés de longue date, les seconds furent, par contre, laissés longtemps de côté. Jusqu'en 1954, 11 espèces seulement étaient citées du delta du Rhône (Petit et Schachter), alors que nous avons pu recenser depuis cette date, 36 espèces, sans compter les variétés.

L'étude de cette faune s'est rapidement révélée très complexe et très délicate. Les Anisoptères, bien représentés surtout par les Libellulidae et par les Aeschnidae, semblaient à priori plus faciles à étudier, quelques travaux, tant écologiques qu'éthologiques, pouvant déjà fournir de précieux points de comparaison. Les Zygoptères, surtout représentés par les Lestidae et les Coenagriidae, paraissaient au contraire d'étude plus difficile, les points de comparaison étant plus rares. Après avoir commencé l'étude simultanée de l'écologie de ces 2 sous-ordres, les premiers résultats obtenus par les Zygoptères me décidèrent à me limiter aux représentants de ce groupe, au détriment des Anisoptères. Du fait de leur puissance de vol relativement faible, les Zygoptères se révèlèrent en effet plus intimement liés aux milieux aquatiques qui faisaient l'objet par ailleurs de mes recherches quantitatives. Il semblait dès lors possible d'entreprendre une étude approfondie des représentants de ce sous-ordre et de mieux l'intégrer dans le cadre plus vaste de l'écologie générale des eaux camarguaises.

La diversité des problèmes qui se sont posés au cours de cette étude (problèmes d'ordre biologique, systèmatique ou écologique) se révéla telle que je fus contraint progressivement d'en réduire encore le cadre initial et de me limiter à l'étude précise de 2 espèces particulièrement représentatives du sous-ordre des Zygoptères. La première, Platycnemis acutipennis, est caractéristique des eaux douces permanentes, la seconde, Lestes barbarus, des eaux légèrement saumâtres et temporaires. Toutefois les particularités et les "niches écologiques occupées par chacune des espèces actuellement recensées en Camargue (15 au total) seront évoquées dans un chapitre destiné également à mettre en évidence l'originalité de cette faune odonatologique, non seulement vis à vis de celle de la région méditerranéenne, mais encore vis à vis de celle de la France en général.

Le plan que je suivrai sera donc le suivant : dans une première partie après un exposé des techniques utilisées, tant pour les récoltes quantitatives que pour les marquages et les élevages de larves d'Odonates, je m'ef-

forcerai de définir le milieu camarguais, en examinant successivement le climat, les sols, les eaux et les modifications des biotopes au cours des 20 dernières années. Dans une seconde partie, je placerai les Zygoptères et les Anisoptères dans ces milieux et je situerai la faune de la Camargue par rapport à celle des régions voisines. Dans les troisième et quatrième parties j'étudierai l'auto écologie puis la synécologie des 2 espèces caractéristiques, m'appuyant principalement sur les résultats obtenus par les marquages et recaptures.

o O o

Mes remerciements les plus sincères vont à Monsieur le Professeur P. P. Grassé, membre de l'Institut, dont les précieux conseils et les nombreuses directives m'ont permis de mener à bien ce travail ; sa connaissance de la biologie et de l'éthologie des Odonates et sa compréhension des difficultés rencontrées au cours de cette étude ont grandement facilité l'orientation de mes recherches. A ses conseils, je dois d'avoir mieux compris l'intérêt d'une limitation de plus en plus stricte de mon sujet. Qu'il soit en outre remercié d'avoir bien voulu accepter la présidence de mon jury.

Mes remerciements vont ensuite à Messieurs les Professeurs F. Bourlière et M. Lamotte qui n'ont cessé de me prodiguer leurs conseils et leurs encouragements. Je leur suis redevable de nombreuses améliorations apportées à mon travail, tant sur le fond que sur la forme : l'un et l'autre n'ont ménagé ni leur peine ni leur temps lors des discussions fructueuses ou lors de la lecture et de la correction des manuscrits successifs. Qu'ils soient assurés de toute ma reconnaissance.

Mes remerciements vont également à Monsieur L. Hoffmann qui m'a permis, par son hospitalité et par l'ensemble des moyens mis à ma disposition, de réaliser dans des conditions de confort inhabituelles cette étude effectuée avant tout sur le terrain.

Que soient en outre assurés de ma reconnaissance tous les spécialistes qui m'ont permis de mettre un nom soit sur les plantes soit sur les animaux rencontrés en Camargue : Messieurs E. Angelier, K. Berg, P. Bourrelly, B. Dussart, L. Euzet, E. Manguin, H. Nouvel, Melle M. de Ridder, Messieurs S. Ruffo, G. Tallon et L. Tamanini.

Que tous mes camarades et amis de la Tour du Vallat trouvent ici l'expression de ma gratitude ; je leur dois ainsi qu'à ma femme, une aide précieuse pour les marquages massifs de Libellules et le réconfort de leur présence dans les moments où la vie camarguaise manquait d'agréments.

T E C H N I Q U E S U T I L I S E E S

Il paraît indispensable d'exposer dès maintenant les diverses techniques qui furent utilisées pour réaliser cette étude. Ces méthodes sont très diverses ; une partie d'entre elles fut utilisée pour définir les milieux camarguais tandis que l'autre partie permettait d'approfondir les problèmes propres aux Odonates.

Nous traiterons donc d'abord des méthodes permettant l'étude physico-chimique des eaux, puis des méthodes de prélèvements quantitatifs et qualitatifs de plancton. Nous indiquerons en outre, dans cette première partie, les techniques de dépouillement des prélèvements planctoniques.

Nous traiterons ensuite des méthodes utilisées pour la connaissance plus approfondie des Odonates, et principalement de la technique des marquages et recaptures. Enfin nous exposerons de quelle façon nous avons procédé pour réaliser en laboratoire les élevages ab-ovo de plusieurs espèces, dont les Lestes barbarus et macrostigma.

A - TECHNIQUES UTILISEES POUR L'ETUDE DES EAUX ET DE LEUR FAUNE

1) Mesures physico-chimiques

Les facteurs régulièrement mesurés durant quatre années successives furent le niveau, la température, le pH et la chlorinité totale des eaux. Ayant pu bénéficier cependant de quelques analyses chimiques effectuées par J. M. Doby ou par M. Nourisson, j'indiquerai de quelle façon ces résultats furent obtenus.

a) MESURE DU NIVEAU

Les lectures en ont été faites régulièrement toutes les semaines, lors des prélèvements effectués dans chacune de mes 4 stations principales. Chacune d'entre elles était équipée dans ce but d'un piquet profondément enfoncé sur lequel était fixée une règle métallique graduée en centimètres. Ces niveaux ont été utilisés pour connaître la profondeur de l'eau aux diverses stations et n'ont jamais été nivelés : les "niveaux" lus furent donc arbitraires, sans rapport avec le zéro géographique, ce qui n'a pas permis de comparaison d'un marais à un autre.

b) MESURE DE LA TEMPERATURE

La température de l'eau a été relevée régulièrement durant quatre ans pour chacune de mes 4 stations principales, et pendant une année seulement, à des intervalles de temps variant entre 15 jours et 3 semaines, pour quelques 20 autres stations réparties en Camargue ; parmi ces dernières figurent le Vaccarès, le Fournelet etc.

Cette mesure a été effectuée à l'aide d'un simple thermomètre flottant, gradué en degrés centigrades. Trop discontinues, les données ainsi obtenues sont sans grand intérêt; il serait important de connaître les variations de la température simultanément dans divers milieux aquatiques, en fonction de leur profondeur de leur étendue, de l'importance de leur végétation etc. Je n'ai pas d'observations suivies réalisées de cette façon, ce qui ne peut être fait que par des thermosondes.

c) MESURE DU pH

Cette mesure a toujours été effectuée par colorimétrie, en utilisant le néocomparateur Hellige. Avec un entraînement suffisant, on peut obtenir le pH au 1/10 d'unité, ce qui est un résultat satisfaisant pour une étude écologiqe où l'ensemble des facteurs chimiques a été systématiquement laissé de côté.

Pour mesurer le pH par colorimétrie, on procède de la façon suivante : l'échantillon d'eau venant d'être prélevé, on en prend 10 cm^3 qu'on met dans une éprouvette et, à l'aide de divers colorants, on cherche à situer entre quelles limites se trouve compris le pH, de manière à utiliser le disque coloré étaloné et le colorant convenable. Puis on place 10 cm^3 de l'eau à analyser dans une éprouvette spéciale à faces parallèles et 10 cm^3 dans une autre identique destinée à faire compensation optique. Dans la première on ajoute 0,5 (ou 0,3) cm^3 du colorant voulu, tandis que dans l'autre on ne laisse que l'eau pure. Puis, en plaçant le comparateur à une certaine distance des yeux, on cherche par comparaison entre quelles couleurs se trouve celle de l'échantillon ; le disque étalon étant gradué de 0,2 en 0,2 on peut obtenir le 1/10ème par interpolation.

Comme les mesures précédentes, les pH ont été mesurés pour mes 4 stations principales régulièrement chaque semaine pendant 4 ans; de plus, ils ont été mesurés pour un grand nombre de stations réparties dans toute la grande Camargue, à des intervalles de temps variables suivant les stations, et ceci pendant 4 ans également.

d) MESURE DE LA CHLORINITE

Dans un échantillon de 10 cm^3, on ajoute quelques gouttes de bichromate de potassium. On vide goutte à goutte, d'une burette graduée, une solution de nitrate d'argent à 2,9 % et l'on cherche le virage du jaune au rouge brique. Dès qu'il est obtenu, on arrête de verser le nitrate d'argent et on lit la graduation sur la burette. Le nombre de cm^3 lu donne directement, dans ces conditions, le nombre de grammes par litre de chlorures en solution.

Notons bien que ce sont, par cette technique, tous les chlorures qui sont dosés et non pas le seul chlorure de sodium.

Les analyses de chlorures ont été faites exactement pour les mêmes échantillons d'eau que le pH, donc pour les mêmes localités et aux mêmes intervalles de temps.

e) AUTRES CONSTITUANTS CHIMIQUES

Tandis que toutes les mesures précédentes ont été effectuées au minimum une fois par semaine pour chacune des stations principales, les analyses des autres corps en solution dans l'eau n'ont été faites que par des chercheurs de passage à la station qui avaient apporté avec eux le matériel nécessaire à ces analyses. Certaines de leurs mesures, que j'effectuais de mon côté (pH et chlorinité) ont été faites par des techniques différentes de celles que j'utilisais : c'est pourquoi il m'a paru indispensable d'indiquer de quelle manière tous leurs résultats (page 31- , chap. 1) ont été obtenus.

Les pH de J.M DOBY ont été mesurés au pHmètre électrique ; l'alcalimétrie fut dosée avec du $SO_4 H_2$ N/100, en présence d'hélianthine. Les valeurs sont des centimètres cubes de $SO_4 H_2$ N/1 par litre et les valeurs élevées peuvent correspondre soit à une alcalinité vraie élevée soit à un pouvoir tampon considérable. L'oxygène est titré par la méthode de Nicloux et les chiffres du tableau sont exprimés en milligrammes d' O_2 par litre d'eau. La matière organique est dosée par oxydation en présence de permanganate de potassium en milieu alcalin : ce sont donc les matières organiques d'origine animale qui sont ainsi titrées. Pour obtenir les matières organiques d'origine végétale, la titration est effectuée en milieu acide. Le NH_3 n'est pas dosé quantitativement, mais recherché par le réactif de Nessler : l'importance de la coloration obtenue est chiffrée de 0 à 5 croix. Il en est de même pour le NO_2 , qui est mis en évidence par le réactif de Griess. Le degré hydrotimétrique est dosé au Complexon III et exprimé en degrés français ; le Calcium est dosé au Complexon III en présence de Murexide et exprimé en milligrammes par litre. Le magnésium est également dosé au Complexon III, mais en présence de noir d'ériochromme ; les teneurs sont exprimées en milligrammes par litre. Les teneurs en chlorures données par J.M Doby sont en milligrammes par litre et ont été dosées soit au Votocek pour les eaux limpides, soit au nitrate d'argent pour les eaux troubles, en présence de chromate de potassium.

2) Prélèvements quantitatifs et qualitatifs

Les prélèvements quantitatifs ne furent toujours effectués qu'à mes stations principales, tandis que les prélèvements qualitatifs le furent d'une part à ces mêmes stations et d'autre part à de nombreuses autres, celles-là même pour lesquelles les pH et les chlorinités ont été mesurés.

a) PRELEVEMENTS QUANTITATIFS

Deux appareils, construits par les ateliers du C.N.R.S. à Bellevue, ont

été utilisés pour effectuer ces prélèvements.

Le premier, le "tube emmanché", est uniquement constitué par un tube de laiton de 8 cm de diamètre et de 40 cm de hauteur. La base en est tranchante et le haut est pourvu d'un pas de vis destiné à recevoir un couvercle à soupapes sur lequel pouvait s'adapter un manche en plusieurs parties.

Etant donnée la faible profondeur des eaux, le couvercle et le manche ne furent jamais utilisés. En eaux plus profondes, le couvercle à soupapes permet à l'air de s'échapper librement lors de la plongée puis à l'eau de rester dans le tube lors de la remontée.

Dans les marais camarguais, j'ai utilisé ce tube de la façon suivante : le plongeant brusquement dans l'eau jusqu'au fond et l'enfonçant légèrement dans les sédiments meubles, je découpais une "tranche" du milieu aquatique à étudier. Les sédiments bouchaient le fond de manière hermétique et je remontais le tube avec sa colonne d'eau et de faune que je versais dans de petits sachets de soie à plancton. Ces sachets contenaient donc la faune planctonique qui vivait dans la colonne d'eau. Sachant qu'une hauteur d'eau de 20 cm dans ce tube correspondait à un litre d'eau il était ensuite aisé de calculer le nombre des individus pour cette unité de volume.

La colonne d'eau vidée dans le sachet de soie planctonique on chasse les sédiments dans un tamis où on les lave et où on récolte la faune benthique, ainsi que la faune qui vit enfouie dans les premiers centimètres de sédiments (larves de Chironomides, Annélides etc.).

L'utilisation hebdomadaire dans 4 stations différentes de cet appareil extrêmement simple a permis d'apprécier cette technique à laquelle 2 critiques doivent être faites. La première est qu'il est difficile d'avancer dans l'eau sans déranger la faune Invertébrée dans un rayon aussi faible soit-il. Toutefois, on peut considérer que ce facteur "dérangement" du milieu a été constant et qu'en conséquence, s'il introduit une erreur, elle est absolue et non pas relative. Notons en outre que j'ai pu observer des pullulations de plancton ("nuages" de Cladocères par exemple, fortes densités de Copépodes, etc.) qui ne sont pas dérangées en avant de celui qui effectue le prélèvement, à condition de marcher lentement dans l'eau et d'avoir le soleil en face de soi. Ces pullulations sont par contre dérangées si l'on se déplace trop vite dans l'eau ou si on leur fait de l'ombre. Ceci permet de passer à la seconde critique à faire au tube : étant en matière opaque, la colonne d'eau contenue est sombre et le plancton nageant dans cette eau se dirige immédiatement (ceci est surtout valable pour Arctodiaptomus wierzejskii, Copépode rouge vif bien visible dans l'eau) vers la surface qui est la partie la mieux éclairée. Si le tube est rempli jusqu'en haut et qu'on perde seulement les premières gouttes du contenu en les versant dans le sachet de toile à plancton, on perd un pourcentage important de la faune. Il est donc indispensable de faire particulièrement attention pour transvider la colonne d'eau, cette opération pouvant introduire des erreurs importantes dans les dénombrements de la faune.

Le deuxième appareil utilisé pour les prélèvements quantitatifs de plancton est le "hand-grab" du Dr T.T. Macan. Cet appareil robuste est constitué de 2 machoires articulées se refermant pour obstruer le fond d'une caisse. En se refermant, les 2 machoires de la benne découpent les sédiments ou la végétation ; en réalité, elles arrachent plus qu'elle ne tranchent la végétation. Les dimensions de l'appareil sont de 20 x 20 x 20 cm, ce qui donne

à la caisse fermée un volume de 8 litres. Ces dimensions relativement importantes permettent de capturer les Insectes aquatiques notamment, malgré leur nage rapide. Il m'est même arrivé de prendre avec cet appareil des poissons tels que Anguilles, Gambusies ou Athérines, ce qui montre que l'échantillonnage obtenu en utilisant le hand-grab est certainement représentatif de la faune du biotope étudié.

Les prélèvements à l'aide de cet appareil furent effectués de la façon suivante : en entrant lentement dans l'eau, le soleil face à soi, on plonge brusquement l'appareil, les machoires ouvertes, et on le plonge dans les sédiments du fond. L'air et l'eau déplacés par le hand-grab s'échappent par les fenêtres grillagées prévues à cet effet, le diamètre des mailles du grillage en laiton étant suffisamment fin pour retenir toute la faune, jusqu'aux Crustacés planctoniques. On referme ensuite progressivement les machoires : cette opération terminée, le hand-grab contient le prélèvement. On soulève alors l'appareil hors de l'eau en le maintenant bien fermé, puis on l'ouvre au-dessus d'un tamis dont les mailles ont le même calibre que celles du grillage des fenêtres. On lave le mieux possible le prélèvement dans le tamis d'où l'on récolte le tout dans un bocal.

b) PRELEVEMENTS QUALITATIFS

Des prélèvements qualitatifs furent aussi effectués dans les divers marais de Camargue soit pour contrôler les prélèvements quantitatifs, c'est-à-dire vérifier si certaines espèces n'avaient pas échappé à cause de leur rapidité ou de leur rareté, soit pour connaître la faune des stations non régulièrement suivies et où jamais ne furent faits de prélèvements quantitatifs.

Dans l'une ou l'autre de ces conditions, ces prélèvements qualitatifs furent toujours effectués de la même façon : pour la microfaune planctonique à l'aide d'un filet à plancton, pour la faune des Insectes et des Crustacés d'une taille assez grande (supérieure à 1 cm) à l'aide d'un troubleau.

Ces 2 filets étaient utilisés de la même façon : plongés rapidement dans l'eau, ils y étaient ensuite déplacés brusquement de la droite vers la gauche puis en sens inverse, en décrivant des huit rapides de manière à créer un remous violent de l'eau. L'utilité de ce remous me paraît indispensable, car il présente deux avantages certains : le premier est que les espèces benthiques, sous la violence du courant, sont soulevées du fond et prises dans le filet ; le second est que les espèces bonnes nageuses ne peuvent résister et, entraînées dans le remous dans lequel repasse le filet, elles se trouvent dans le prélèvement.

Cette technique n'est, par ailleurs, applicable qu'avec des filets à mailles assez peu fines (filet à plancton animal) ceux à mailles trop fines (filets à phytoplancton) se colmatant presque immédiatement et créant devant leur entrée un contre remous qui empêche toute faune d'y pénétrer.

Ajoutons encore que j'ai parfois utilisé une méthode qui m'a toujours fourni d'excellents résultats, au moins en ce qui concerne l'inventaire faunistique. Cette méthode consiste à examiner sur le terrain, dans de grands plateaux blancs émaillés, des prélèvements faits au filet à plancton. Une

partie de la faune Invertébrée des eaux camarguaises n'a été observée qu'en utilisant cette technique (Caprella mitis), Cumacés, certains Cladocères, Turbellariés, etc.) les animaux vivants se cachant dans les algues ou se tenant fixés à des débris végétaux qui ne sont pas, lorsque le prélèvement est fixé, observés avec assez de soin pour permettre de les récolter.

3) Dépouillement

Chacune des techniques précédemment exposées doit être placée chronologiquement : arrivé en une station donnée, je lisais les niveaux puis les températures ; ensuite, je prenais un échantillon d'eau sur lequel, de retour au laboratoire, j'effectuais les mesures du pH et de la chlorinité. Cet échantillon d'eau pris, je faisais le prélèvement quantitatif au tube, suivi, de temps à autre, d'un prélèvement au Hand-grab. Enfin, à l'aide des filets, je prélevais qualitativement de la faune. Ce n'est qu'une fois toutes ces opérations achevées sur le terrain, pour chacune des stations, que le dépouillement en laboratoire commençait.

La première des opérations consistait à mesurer le pH. Immédiatement après, les sachets contenant les prélèvements planctoniques étaient retournés au-dessus de cuvettes étiquetées et nettoyées soigneusement à l'aide d'une pissette en plastique contenant de l'eau distillés. Ces prélèvements étaient ensuite formolés et se déposaient jusqu'au lendemain le plus souvent. Les prélèvements qualitatifs et de faune benthique étaient de leur côté lavés, fixés au formol et étiquetés, pour n'être triés que le lendemain.

Ces diverses opérations terminées, je mesurais les chlorinités des divers échantillons.

Le tri des prélèvements de faune était fait sous le binoculaire : pour les prélèvements quantitatifs, tout le contenu de chacun des sachets était examiné dans une réglette creuse en rhodoid, et tous les Invertébrés étaient comptés au fur et à mesure de leur passage sous le binoculaire. Les chiffres totaux étaient ensuite notés sur un cahier propre à chaque station.

Pour les prélèvements qualitatifs, une partie seulement était examinée à l'aide de la réglette transparente : j'estimais avoir une vue complète de la faune lorsque dans 3 réglettes consécutives je ne trouvais plus aucune espèce nouvelle pour le prélèvement examiné. Les résultats de ces tris qualitatifs étaient consignés sur un cahier spécial où les stations figuraient par ordre chronologique.

Toutes ces données dispersées furent collationnées sur des graphiques établis pour les diverses stations, graphiques où figuraient simultanément les modifications du niveau et de la chlorinité ainsi que l'évolution quantitative de la faune Invertébrée. Des tableaux par espèce furent également dressés, à partir des résultats qualitatifs, en fonction des mois de l'année et des catégories d'eau.

B - TECHNIQUES UTILISEES POUR L'ETUDE DES ODONATES

1) Observations quantitatives

Afin de rendre mes observations des différentes espèces de Camargue dans les divers biotopes du delta comparables entre elles, j'ai effectué de nombreux comptages d'individus. Si, pour les Zygoptères, je me suis toujours strictement tenu au dénombrement sur une surface de 25 m^2, que celle-ci fût constituée par un carré de 5 mètres de côté (dans les sansouires) ou par une bande de 25 mètres de long et d'un mètre de large (pour les berges des canaux et roubines notamment), pour les Anisoptères, par contre, j'ai fréquemment été obligé d'effectuer les dénombrements sur une surface beaucoup plus grande, surtout pour les Aeschnidae. C'est ainsi qu'il m'est arrivé de compter les Anisoptères rencontrés sur un trajet fixe d'environ 500 mètres de long et de 4 mètres de large.

Le mode opératoire, dans ces divers cas, variait légèrement : pour les surfaces de 25 m^2, seuls les Zygoptères capturés étaient comptés, car il est relativement aisé de tout capturer sur une telle surface. Par contre, tous les Anisoptères y étaient comptés sans être capturés, dans leur grande majorité : ils étaient donc dénombrés soit à l'envol (Libellulidae) soit au vol (Aeschnidae). Ces surfaces de 25 m^2 avaient été délimitées une fois pour toutes, ce qui permettait d'arriver directement sur ces quadrats sans déranger la faune des Odonates qui y était en place. C'est encore pour ne pas troubler trop souvent les Libellules qui vivaient sur les surfaces délimitées que les comptages étaient espacés de 2 à 8 jours en moyenne.

En ce qui concerne les dénombrements effectués sur un trajet de 500 mètres, dénombrements qui ne concernaient que les Anisoptères,le mode opératoire était différent : ici n'étaient comptés que les Anisoptères réellement capturés au filet. Il y a donc une erreur constante qui est introduite dans cette technique et qui fait que les chiffres obtenus sont inférieurs au nombre des Odonates effectivement présents au moment du recensement.

De manière à être sûr de ne pas compter deux fois les mêmes individus lors d'un dénombrement, je marquais d'une peinture chaque jour différente (soit par sa couleur, soit par sa position), les Anisoptères capturés.

Les résultats étaient notés sur des fiches semblables à celle annexée ici, chaque jour de capture donnant lieu à l'établissement d'une nouvelle fiche.

2) Marquages et recaptures

Nous avons vu, dans ce qui précède, que les marquages avaient été utilisés pour éviter de compter plusieurs fois les mêmes individus lors des dénombrements.

Mais cette technique a surtout été mise en pratique pour étudier de manière rigoureuse l'auto écologie de quelques espèces de Zygoptères (Platyc-

28 MAI 1958

Allée Sud T.d.V
Vert à la base des ailes gauches

Beau temps ensoleillé

Vent assez fort (Narbonnais).

Espèces capturées	♂ mat.	♂ immature	♂ (Praenubila (1)	♀ Mat.	♀ Immat.	♀ (Praenub.
Libel. quadrimaculata					I	I
Libel. fulva				I		
Orthe cancellatum		II			III	
Anaci. isosceles	IIII III			IIII		
Brachy. pratense	II			I		
Aeschna affinis		II- IIII			III	
Croco.erythraea	I			I		
Symp. fonscolombei	I			II		

Reprises

I Libel. quadrimaculata praenubila, marqué rouge ailes droites.
(marqué du 22.V.58)

(1) La variété praenubila n'existe que pour Libellula quadrimaculata. Etant considérée par certains auteurs comme une forme de vieillesse de l'espèce, il m'a paru intéressant de noter les individus de cette forme à part ; le nombre des captures est toutefois trop faible pour fournir des données valables.

EXEMPLE DE FICHE DE CAPTURE UTILISEE POUR LES ANISOPTERES

nemis acutipennis, Lestes barbarus et macrostigma, Coenagrion pulchellum et Ischnura elegans). Pour chacun de ces Odonates, plus de 1000 individus ont été marqués et ont fourni des reprises en nombre variable, mais souvent élevé ; aussi me semble-t-il intéressant d'exposer en détail la technique utilisée en 1958 pour l'étude du Pl. acutipennis, technique qui ne fut mise au point qu'après des essais sur les autres espèces.

Les marquages et recaptures de ce Zygoptère furent effectués sur un trajet fixe ; dans la mesure du possible, je me suis efforcé de parcourir une distance de 400 mètres environ dans le même temps, afin que les chiffres obtenus pour chaque marquage, fussent comparables entre eux.

Au début de la période de vol, je n'ai marqué le Platycnemis qu'à des intervalles de temps assez longs, variant de 4 à 6 jours. Dès que les nombres d'individus furent plus importants, les marquages furent effectués tous les jours ou tous les 2 jours : bien que les perturbations apportées par ces marquages soient assez importantes, je crois que c'est à ces intervalles qu'il conviendrait de les réaliser, même lorsque les individus sont encore peu nombreux : les renseignements concernant les immatures sont alors plus précis.

Le nombre des individus pris à chaque coup de filet varie selon la densité de la population : toutefois, les Zygoptères en général et les Platycnemis en particulier étant des Insectes fragiles, il y a tout intérêt à ne pas dépasser 4 à 6 individus simultanément dans le filet. La meilleure méthode serait de les prendre un par un, mais ceci n'est pas réalisable lorsque la densité de la population est élevée,car, à chaque pas, c'est un certain nombre d'individus qui s'envole et qu'il faut capturer au complet si l'on veut connaître la composition de la population à un moment donné et si l'on veut reprendre tous les individus précédemment marqués qui se trouvent sur le trajet de marquage au moment où celui-ci est effectué.

La difficulté est d'éviter de faire un choix dans les individus qui s'envolent devant soi : pour certains, les marques colorées sont nettement visibles même au vol et on a tendance à les prendre en premier, au risque de laisser échapper des individus qui ne paraissent pas marqués, et donc de fausser les rapports marqués à non marqués qui servent à l'estimation des populations. D'autre part, les individus immatures étant très fragiles et d'un marquage délicat, on a tendance à les négliger au profit des matures, ce qui modifie encore les rapports qui servent à l'établissement des classes d'âge de la population. Toutefois, m'étant rendu compte de ces tendances, causes d'erreurs, je me suis appliqué à ne pas pratiquer de captures préférentielles.

Les Libellules capturées étaient marquées d'une tache de peinture si elles étaient matures et de 2 si elles étaient immatures. Je disposais de plusieurs couleurs, nettement tranchées entre elles (blanc, jaune, orange, rouge, bleu, vert et violet). De manière à connaître la date du marquage, la couleur était notée ainsi que l'emplacement où elle était posée : ainsi, à tel jour de marquage correspondait le blanc à la base de l'aile antérieure droite, à tel autre jour, le blanc à la base de l'aile postérieure droite, etc. Il y avait donc, par couleur, 4 possibilités de situation différentes, ce qui me donnait une gamme de 28 marques différentes.

27 JUIN 1958

Blanc aile antérieure gauche

Platycnemis acutipennis - Aube de Bouic.

mâtûres	♂ immatûres	mâtûres	♀ immatûres
IIII IIII IIII	IIII	IIII IIII	IIII
14	4	9	4
	18		13
		31	

Reprises

rouge post. dr. II ---------- I

jaune post. dr. III ---------- ---

rouge ant. dr. III ----------I

jaune ant. dr. ---------- II

viol. post. gauch. II ---------- I

orange post. gauche ---------- II

etc ....

Reprises multiples

♂ mat. orange post. gauche et jaune ant. droit.

♀ mat. orange ant. droit, orange post. gauche et rouge ant. droit

♂ mat. bleu ant. droit et rouge ant. droit

etc. etc. (20 reprises multiples ce jour là).

EXEMPLE DE FICHE DE MAROUAGE ET RECAPTURE UTILISEE POUR LES Pl. ACUTIPENNIS

La peinture employée, à base d'acétone, s'est révélée excellente car elle tient bien aux ailes. Les marques étaient faites le plus petit possible, à l'aide d'un brin d'herbe, et ne couvraient le plus souvent qu'une des cellules anténodales au maximum.

Aussitôt marqués, les individus étaient relâchés sur place, après avoir été notés sur une fiche semblable à celle donnée ci-jointe comme modèle.

Si, parmi les individus capturés, il en était de précédemment marqués, ils étaient à nouveau colorés avec la peinture correspondant au jour de la reprise, ce qui permettait de savoir quand ils avaient été repris. Ceci était fait autant de fois que l'individu était repris, et porté à part sur la fiche correspondante à la date du marquage.

C'est en dépouillant, par la suite, ces fiches de terrain que j'ai établi les résultats concernant le Platycnemis acutipennis. Pour le Lestes barbarus, les résultats fournis par le marquage sont moins détaillés, bien que les nombres des individus capturés soient sensiblement identiques : ceci est dû, tout d'abord, au fait que les marquages et recaptures n'ont eu lieu que tous les 2 jours, ensuite au fait que les individus immatures et matures ont été marqués de la même façon, la différence n'étant pas toujours nette, et enfin au fait que l'espèce se déplace beaucoup plus que la précédente, ce qui a nécessité de nombreux déplacements pour rechercher des individus marqués.

o O o

Il y a plusieurs façons de dépouiller les résultats obtenus par les marquages, et les nombres ainsi obtenus varient sensiblement. Je précise donc ici, en prenant l'exemple du Platycnemis, comment les différents nombres ont été obtenus et quelle est leur utilisation.

Nombre d'individus capturés : 1672. Les individus repris se sont pas comptés dans ce total.

.Nombre d'individus repris : 473. Chaque individu repris n'est compté qu'une seule fois ; seule la dernière reprise entre en ligne de compte.

Nombre de reprises : 747. Tous les individus repris, lors de chaque marquage, sont comptés. Un exemple illustrera la différence entre "individus repris" et "reprises" : un PL. acutipennis, marqué le 2 Juin est ensuite repris les 6, 9 et 16 Juin. Dans le cas des individus repris, il ne sera compté qu'une seule fois, le 16 Juin qui est le jour où cet individu a été repris pour la dernière fois ; pour la longévité de l'espèce, c'est la seule détermination valable, les reprises intermédiaires ne nous apprenant rien à ce sujet. Pour les "reprises" par contre, les dates intermédiaires et la finale nous intéressent au même titre les unes que les autres, car l'individu marqué le 2 Juin faisait partie de la population du 6 comme de celle du 9 et comme de celle du 16 Juin.

Nombre de "marques reprises" : 1155, nombre obtenu en considérant pour chaque individu autant de "marques" qu'il était repris de fois. Dans l'exemple précédent, l'individu marqué le 2 Juin était considéré comme une "marque" le 6, comme 2 "marques" le 9 et comme 3 le 16 ; c'est-à-dire qu'au total, il

a été considéré comme 6 "marques", ou comme 3 "reprises" ou enfin comme un "individus repris".

Ces divers nombres ont servi à connaître des aspects différents de l'écologie du Lestes et du Platycnemis : les "individus repris" ont permis de calculer l'espérance de vie des espèces et ses modifications au cours de la période de vol. En effet, l'espérance de vie s'obtient en ajoutant les uns aux autres les nombres de jours séparant le marquage et la dernière reprise, et en rapportant ce total au nombre d'individus repris. Ainsi pour l'ensemble des Platycnemis marqués en 1958, le total des jours vécus par les individus marqués entre leur marquage et leur dernière reprise est de 2 999 pour 473 individus ; l'espérance de vie est donc de $\frac{2\,999}{473} = 6{,}3$ jours.

L'espérance de vie sert à calculer le pourcentage journalier de disparition : en effet, si l'espérance de vie est de deux jours, dans ce laps de temps la totalité des effectifs doit avoir disparu. Comme nous voulons obtenir un pourcentage, il nous suffit de rapporter 100 individus au nombre de jours survécus pour obtenir le taux journalier de disparition ; dans l'exemple précédent, il sera de $\frac{100}{6{,}3} = 15{,}8\ \%$

Les "reprises" permettent de connaître, dans la population capturée lors de chaque marquage, le nombre d'individus précédemment marqués : ces nombres servent donc à l'estimation des populations et figurent dans la colonne (2) des tableaux d'estimation des effectifs des populations ; ils servent en outre au calcul du pourcentage des individus marqués par rapport aux non marqués.

Les "marques" permettent de savoir de combien de peuplements successifs un même individu a fait partie ; ces nombres figurent dans la colonne (4) des tableaux d'estimation des effectifs des populations, ainsi que dans les "grilles de reprises", qui permettent une analyse précise et rapide des populations.

Appliquée aux Lépidoptères par Dowdeswell, Fisher et Ford (1940 et 1949), aux mouches Tsé-Tsé par Jackson (1948) et aux Odonates par Corbet (1952) cette méthode donne des renseignements simultanément sur les nombres d'individus capturés, repris et relachés (fig. 28). Dans chaque case, les nombres en gros caractères indiquent les nombres de "marques" reprises à la date envisagée. Ainsi le 27 Mai pour la grille des Lestes marqués aux Cerisières, j'ai repris 2 marques du 22, 2 autres du 21, une du 20. La disposition de ce treillis permet de savoir que des 119 Lestes marqués le 19 Mai, 7 ont été repris le 20, 8 le 21, 3 le 22 etc... le total des "marques" reprises pouvant être supérieur au nombre d'individus marqués, un seul individu portant autant de marques qu'il a été pris et repris de fois.

Les nombres en petits caractéres, indiqués dans chaque case sous le nombre de "marques" traduisent la fréquence relative des reprises, c'est-à-dire leur nombre si, lors de chaque marquage, 100 individus avaient été capturés puis relâchés. Ces nombres en petits caractères sont donc directement comparables les uns aux autres.

Ainsi, plus la proportion de reprises est forte, plus ce nombre est élevé : de manière à obtenir des valeurs entières pour ces nombres, je les ai multipliés, comme l'ont fait Fisher et Ford, puis Corbet, par 10 000.

Une fréquence relative de recapture peu élevée traduit soit qu'à la colonie étudiée viennent s'ajouter des individus non marqués provenant d'éclosion ou d'immigration, soit que les individus marqués disparaissent par mortalité ou emigration.

Au contraire, une fréquence relative de recapture élevée traduit que le nombre des individus marqués s'accroit par rapport à celui des non marqués et qu'en conséquence il n'y a pas apport de l'extérieur ni disparition des individus de la colonie étudiée.

La grille des reprises, par lecture directe de la fréquence relative de recaptures, indique toutes les fluctuations de la population : si la lecture de chaque diagonale, de la gauche vers la droite et de bas en haut, donne des valeurs constantes pour les nombres en petits caractères, c'est que la proportion d'individus marqués reste sensiblement la même pour tous les marquages et qu'il n'y a pas de nouveaux apports de population. Si au contraire, il y a une augmentation sensible des fréquences, c'est qu'il y a apport soit par éclosion soit par immigration.

Si la lecture des diagonales, de la gauche vers la droite et de bas en haut, indique des valeurs constantes pour les fréquences, c'est qu'il n'y a pas de disparition, par mort ou par émigration ; ceci reste valable, même si la population s'accroît par de nouvelles éclosions. Si, au contraire, il y a une augmentation sensible des fréquences c'est qu'il y a des disparitions, qu'il faut attribuer soit à la mortalité des individus, soit à leur émigration.

3) Elevages ex-ovo

J'ai utilisé successivement pour obtenir l'éclosion des oeufs de Lestidae, deux appareils : le premier est un frigidaire et le second est une étuve, type étuve à germination.

Il était indispensable, pour lever la diapause des oeufs des représentants de cette famille, de les faire hiverner : à l'aide d'un frigidaire, j'ai donc expérimenté sur la durée de l'hibernation la plus favorable aux oeufs, suivant les espèces. Dans ce but, les tiges de jonc, contenant les pontes, étaient placées à une température voisine de 10 degrés (frigidaire réglé au minimum), pour une période variant de 8 à 15 semaines.

Après l'hibernation, les oeufs étaient mis dans l'eau, et les tubes placés d'abord sous des lampes (1955 à 1957), furent les années suivantes placés dans une étuve où la température était réglable de l'ambiance à 30 degrés : mes expériences ayant été conduites à 22 ou 25 degrés suivant les espèces, il y a eu des mois d'été où la température ambiante était supérieure à celle de l'étuve ce qui a perturbé les expériences en cours. Toutefois dans cette étuve, les conditions étaient plus strictes que sous les lampes où la température moyenne était de 20 degrés, mais où des variations importantes pouvaient être observées (de $\pm$ 4 degrés).

o O o

Dès que les éclosions étaient observées, les jeunes larves étaient séparées les unes des autres et placées dans des tubes de 10 cm^3 environ. En agitant les tubes où les éclosions avaient eu lieu, il m'a toujours été possible de récolter les exuvies des pronymphes et de les étudier directement sous le microscope, sans pouvoir en faire de préparations microscopiques durables à cause de leur extrême fragilité.

Dans les tubes où les larvules étaient mises en élevage, je mettais également une nourriture assez abondante composée de Rotifères et de nauplii de Copépodes, puis de Copépodes adultes et de Phyllopodes lorsque les larves devenaient plus âgées. A ce moment, je les nourrissais également de larves de Chironomides et d'Ephémères.

L'élevage réalisé dans des tubes de très faible volume est indispensable pour retrouver, au moins aux premiers stades, toutes les mues : celles-ci sont particulièrement fines et transparentes chez les Lestidae et ce n'est que par cette méthode que j'ai pu régulièrement les observer. Dès que les larves deviennent plus grosses, il faut augmenter le volume d'eau où elles vivent : des béchers de 250 cm^3 m'ont paru tout à fait adaptés à ces élevages.

Les quantités d'eau étant faibles tout au long de ces élevages, il est indispensable de les renouveler fréquemment, tous les 2 jours en moyenne.

PREMIERE PARTIE

CHAPITRE I

LE MILIEU

Après avoir examiné, de façon très brève, les principales caractéristiques du climat et des sols, j'étudierai plus en détail les eaux camarguaises et les modifications subies par les milieux aquatiques de Camargue durant ces vingt dernières années. Les larves d'Odonates sont en effet très directement liées à ces milieux et ce fait justifie qu'on s'y attarde un peu longuement.

1) Le climat

Il est délicat de schématiser le climat du delta du Rhône, d'abord parce qu'il est différent dans le nord et dans le sud de la Camargue, ensuite parce que les variations d'une année à une autre sont très importantes.

Un climatogramme établi sur les 10 dernières années (Figs. 1 à 5) montre que le mois le plus froid est janvier, alors que le plus chaud et le plus sec est juillet. On constate également que les pluies tombent pendant les mois de janvier, février, mars et mai à raison de 30 mm environ par mois et que pendant les mois de septembre, octobre et novembre la pluviosité moyenne est de 80 mm par mois. Or, ce schéma ne correspond que grossièrement à la réalité de ces dernières années : en 1954, les mois les plus humides furent février, mars, avril et mai (93,7;54,4;75,1et 80 mm respectivement) tandis qu'en septembre et octobre on enregistrait seulement 33 et 34,4 mm d'eau ; en novembre de cette même année, il tomba 50,1 mm de pluie. En 1955, la pluviométrie fut répartie de façon toute différente:dès janvier, on enregistra 212,5 mm, soit un tiers du total de l'année. Les 4 mois suivants furent particulièrement secs, mais juin fut humide (65,5 mm) ; à l'automne, des pluies abondantes tombèrent en octobre (111,4 mm). La pluviométrie fut encore différente en 1956 : si les 2 premiers mois furent relativement secs (27,1 et 28,7 mm) les pluies de mars furent par contre importantes (96,4 mm) et les précipitations notées pour les quatre mois suivants furent nettement au-dessus de la moyenne (60,7 - 54 - 35,2 - 82 mm). En Août, on enregistra seulement 5,9 mm d'eau, mais dès septembre les quantités d'eau furent importantes (148,7 mm) ; au total pour cette année 1956 on obtint 732,2 mm au lieu de 698 en 1955, 525,7 en 1954 et 559,7 en 1957. Pendant l'année 1957, les pluies les plus importantes de situèrent aux mois d'avril, juin et novembre avec, respectivement 82,5 ; 124,3 et 103,7 mm d'eau. La répartition

annuelle des pluies varie donc beaucoup d'une année sur l'autre et ce rythme des précipitations revêt la plus grande importance pour toute la faune aquatique, et en particulier pour les larves de Libellules. J'aurai l'occasion, à propos des Lestes, de montrer que la seule présence ou absence de pluies en mai justifie l'abondance ou la rareté en été des adultes de certaines espèces de ce genre.

Il ressort en outre de toutes ces données, basées sur les mesures faites à la Station de Salin de Badon à proximité immédiate de notre zone d'étude qu'il n'est pratiquement pas possible de parler pour la Camargue, de pluviométrie moyenne ni, en conséquence, de "climatogramme moyen" d'autant plus que le climat local diffère de celui de localités pourtant très proches comme Arles ou le Salin de Giraud. Les mêmes différences se retrouvent pour les moyennes mensuelles de température. Les écarts, tant entre les différents mois de l'année que ceux entre les mêmes mois d'une année à une autre, sont nettement visibles sur les climatogrammes. Afin, de bien souligner les écarts entre les températures moyennes de chaque année, j'ai placé, en référence, le climatogramme moyen des années 1944 à 1955 (Figs. 1 à 5).

Le régime des vents, dans cette plaine où rien ne les arrête, a également une grande importance. Leur violence et leur durée en sont les éléments dominants. Le mistral, vent du secteur N. NW, est le plus connu de tous. Descendant la vallée du Rhône, il souffle plusieurs jours de suite, à une vitesse qui atteint souvent de 80 à 120 km/h. Chaque année le mistral souffle en moyenne pendant 146 jours. Les vents du secteur Est-Sud Est à Sud apportent le plus souvent les pluies en Camargue, au contraire des vents de secteur NW à N-NE qui maintiennent un temps ensoleillé. Ces vents du sud atteignent fréquemment des violences semblables à celles du mistral et soufflent comme lui durant plusieurs jours de suite. Toutefois, ils ne se manifestent chaque année que pendant 44 jours en moyenne. Les jours sans vent sont relativement fréquents dans le delta du Rhône : 127 jours en moyenne, pour l'année. Pendant les 48 jours restant les vents proviennent en majorité du secteur SW à W-NW (29 jours) et des autres directions pour les 19 autres jours.

Il est bien évident que ces chiffres sont aussi variables d'une année à une autre que ceux concernant les températures et les précipitations. Ils ne constituent donc qu'une indication assez générale du régime des vents. On peut cependant en conclure que, pendant plus de la moitié de l'année, la Camargue est balayée par des vents violents, les uns causant la sécheresse, les autres amenant les pluies. Les vents froids de secteur nord soufflent principalement en hiver et les vents chauds du secteur sud se manifestent au contraire surtout au printemps et en automne. Il nous faudra, par la suite, insister plusieurs fois sur leur importance pour la faune invertébrée en général et pour les Odonates en particulier.

L'évaporation joue en Camargue un rôle très important dans beaucoup de domaines, entre autres dans l'assèchement de nombreux marais et étangs. Malheureusement, des données précises à son endroit nous font défaut. Les chiffres fournis par les évaporomètres ne sont qu'arbitraires et ne constituent que des valeurs théoriques, même lorsqu'ils correspondant à la quantité d'eau qui s'évapore de bacs en zinc de surface connue (en moyenne 1,50 mètre d'eau par an et par m^2 en Camargue). Ces valeurs ne tiennent en effet aucun compte de l'évaporation indirecte qui s'effectue surtout par l'intermédiaire de la végétation ; les dépôts de sel à la surface des feuilles de quelques espèces

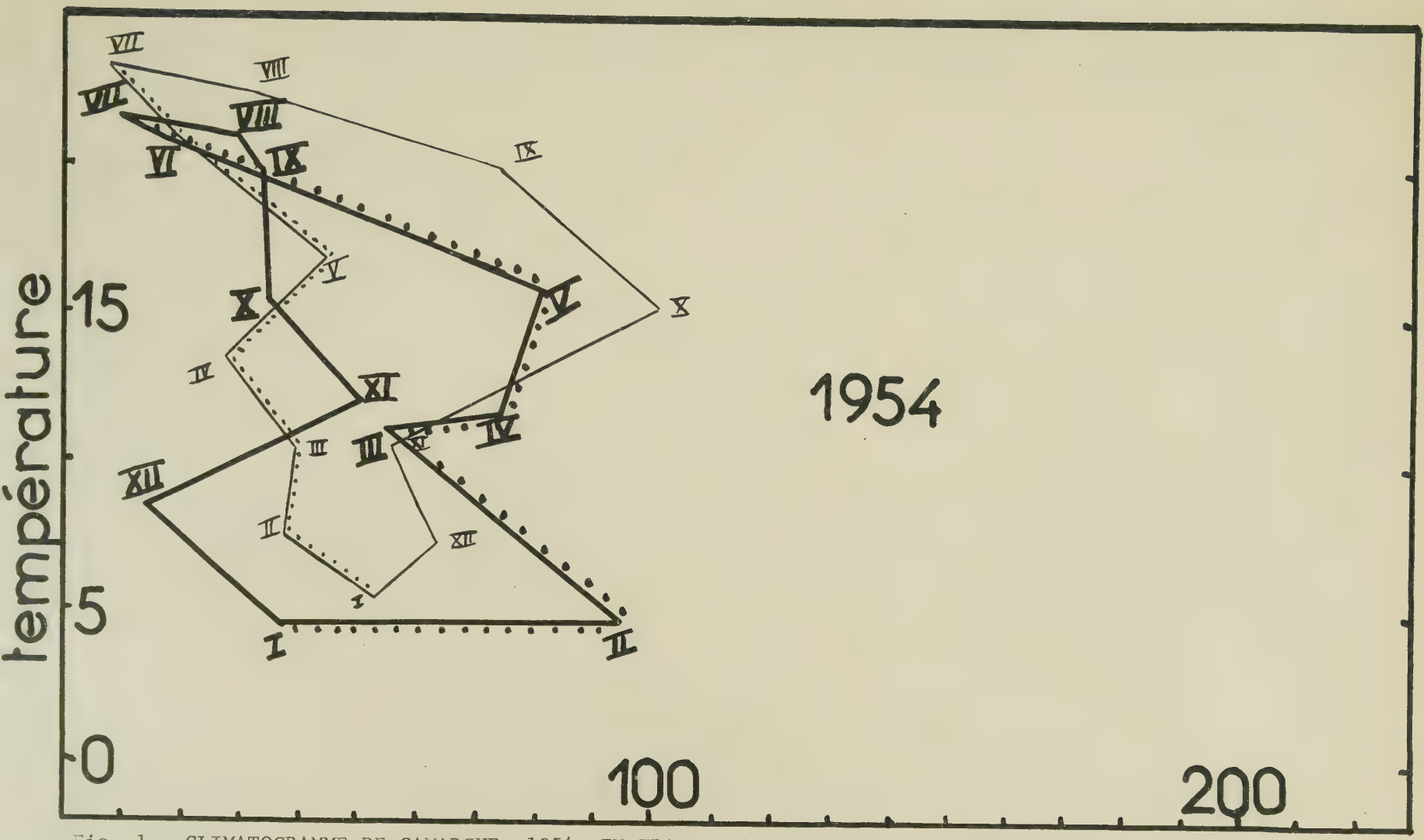


Fig. 1 - CLIMATOGRAMME DE CAMARGUE, 1954. EN TRAIT EPAIS, LE CLIMATOGRAMME DE L'ANNEE, EN TRAIT FIN, LE CLIMATOGRAMME MOYEN DES ANNEES 1944 A 1955, PLACER SUR TOUS LES CLIMATOGRAMMES POUR FACILITER LA COMPARAISO... LES 6 PREMIERS MOIS DE L'ANNEE ONT ETE DOUBLES D'UN POINTILLE POUR RENDRE LA LECTURE PLUS DIRECTE ET METTRE LES VARIATIONS MIEUX EN EVIDENCE. LES CHIFFRES ROMAINS INDIQUENT LES MOIS DE L'ANNEE.

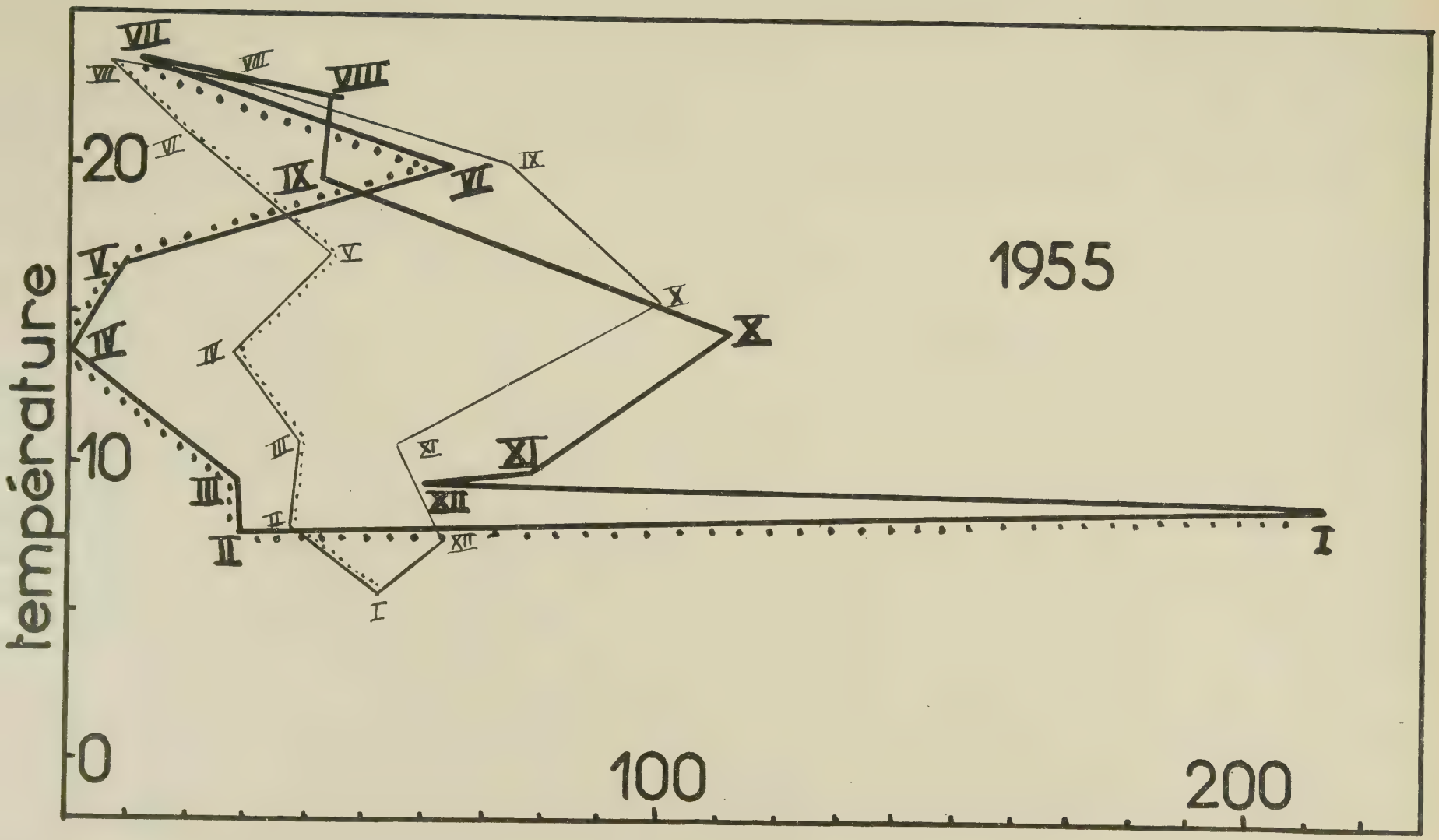


Fig. 2 - CLIMATOGRAMME DE CAMARGUE, 1955. MEME LEGENDE QUE Fig. 1.

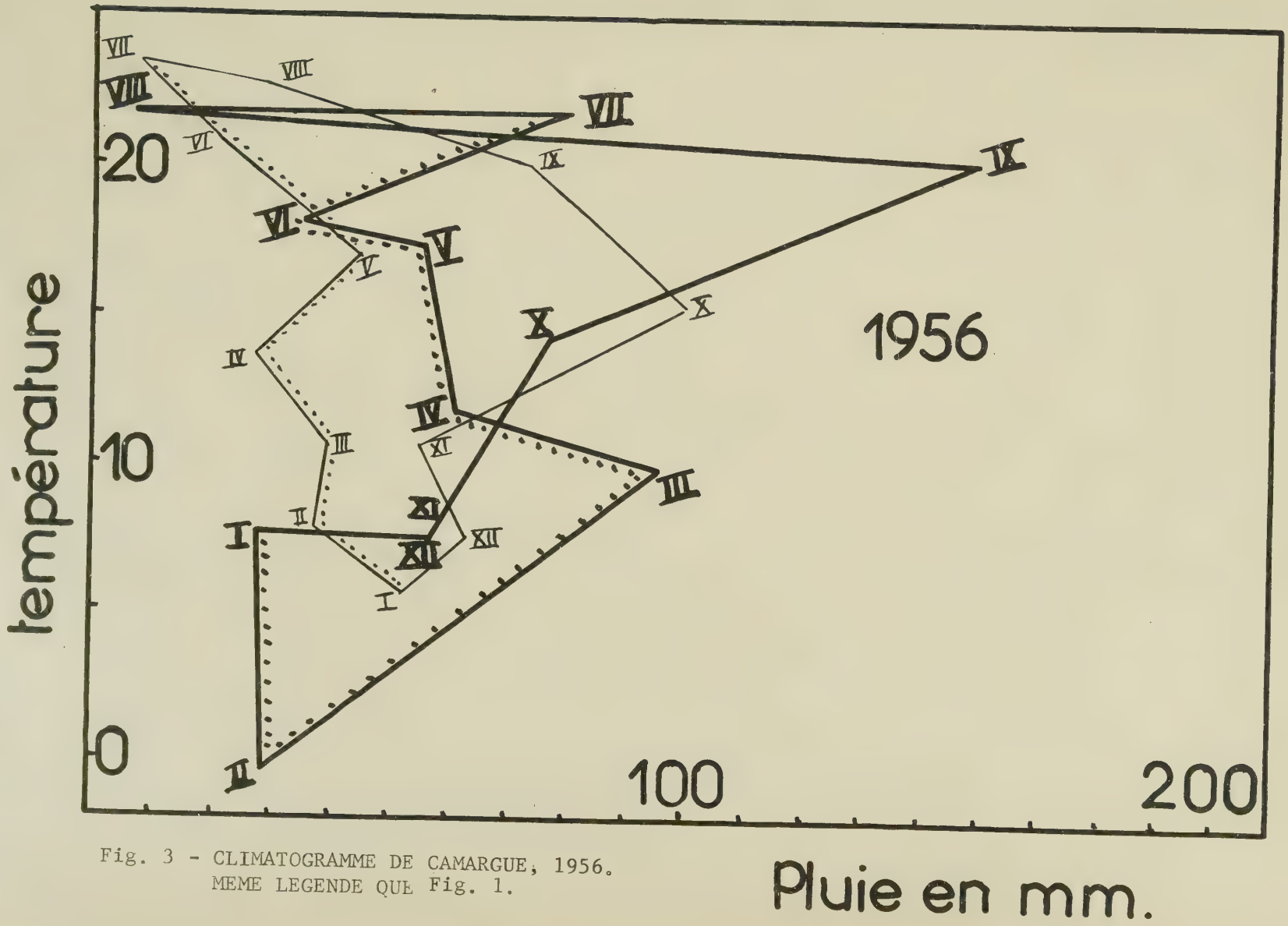


Fig. 3 - CLIMATOGRAMME DE CAMARGUE, 1956.
MEME LEGENDE QUE Fig. 1.

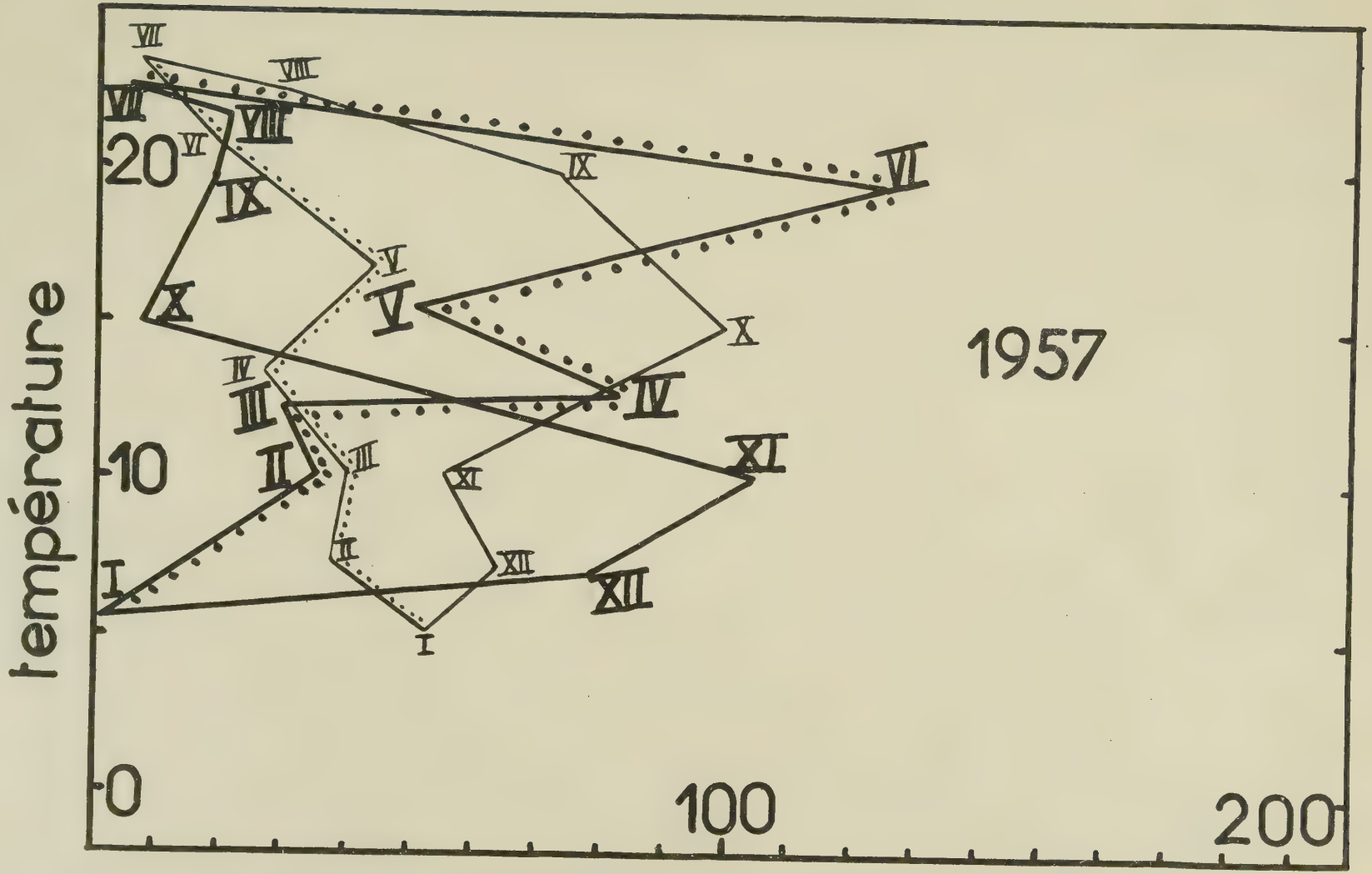
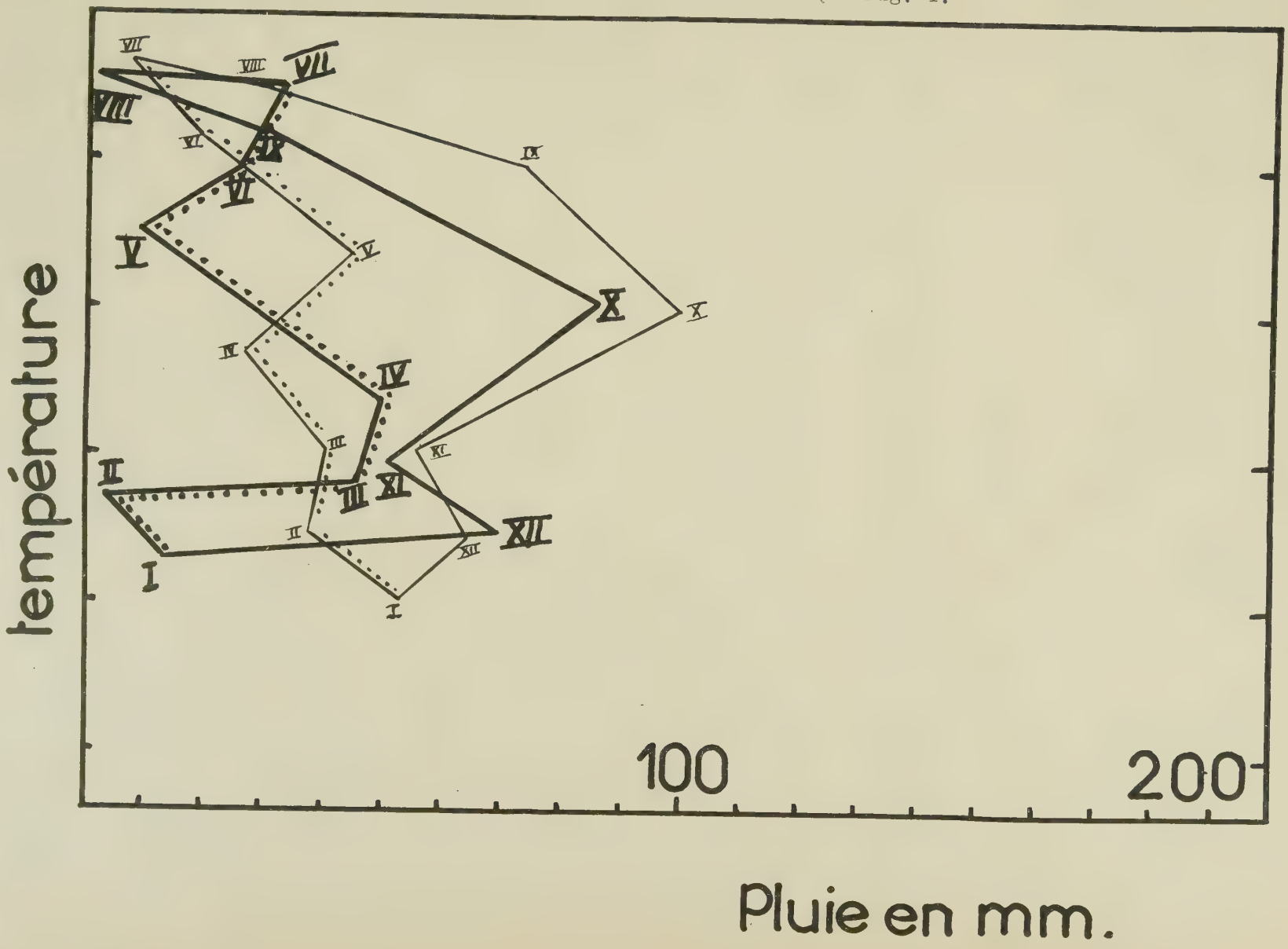


Fig. 4 - CLIMATOGRAMME DE CAMARGUE, 1957.
MEME LEGENDE QUE Fig. 1.

Fig. 5 - CLIMATOGRAMME DE CAMARGUE, 1958. MEME LEGENDE QUE Fig. 1.



végétales (Tamarix et Statice principalement) en sont la preuve. Les quantités ainsi évaporées viennent s'ajouter à celles qui s'évaporent directement par les surfaces libres et jouent certainement un rôle important dans le bilan de l'eau et du sel en Camargue. L'ensemble de l'eau évaporée, directement et indirectement, était telle avant l'introduction de la riziculture que le Vaccarès lui-même s'asséchait plus ou moins complètement en été. La quantité d'eau évaporée annuellement est donc très supérieure à celle qui arrive par les précipitations, sans qu'il soit encore possible de la chiffrer de façon exacte.

2) Les sols

Il importe avant d'aborder ce problème de limiter géographiquement la Camargue. On sait que celle-ci comprend toute la région comprise entre les deux bras du Rhône ; c'est donc en quelque sorte une île. Géologiquement cependant, la Camargue est beaucoup plus vaste, et va de la Crau à l'Est à la Costière du Gard à l'Ouest.

Alors que la grande plaine voisine - la Crau - d'origine alluviale comme la Camargue, s'est édifiée en partie au Tertiaire et en partie au Quaternaire, la Camargue est entièrement d'origine alluviale récente. Elle montre une grande uniformité apparente de structure (sables et limons) ainsi qu'un relief très faible. Toutefois il importe de faire quelques distinctions dans cette uniformité apparente : le nord de la plaine, haute Camargue ou tête de la Camargue, diffère très sensiblement du Sud, la basse Camargue des étangs saumâtres. Dans le nord, l'action de l'Homme est particulièrement importante : presque partout le sol a été nivelé et mis en culture telles que vigne, riz et plus rarement arbres fruitiers. Il subsiste cependant quelques reliefs naturels tels que les "montilles" de Gageron, dont l'origine est fluviatile. L'origine d'autres "montilles" situées plus au sud (montilles d'Amphise ou du Petit Badon) est au contraire marine et elles jalonnent un ancien rivage marin. La limite sud de la Camargue du Nord est formée approximativement par la bordure septentrionale du Vaccarès. Elle émet toutefois deux importants prolongements en direction du sud; le long de chacun des bras du Rhône. Sur ces terres hautes de l'est et de l'ouest du delta les mêmes cultures s'étendent, atteignant environ le Salin de Giraud d'un côté et les Saintes-Maries de la Mer de l'autre. Ces cultures qui prennent actuellement de plus en plus d'extension, commencent maintenant à gagner les terres moins hautes, et pénètrent ainsi en basse Camargue. Celle-ci consiste surtout en une vaste dépression où les marais sont particulièrement abondants. Le plus important d'entre eux, le Vaccarès, est l'étang central de cette région. Les terres y sont en très grande majorité situées à très faible altitude et le sol est alors recouvert d'une végétation halophile composée essentiellement de Salicornia fruticosa et d'Arthrocnemum glaucum.

Attardons nous un peu sur les sols de cette région, la seule à conserver encore un aspect naturel. En hiver, une fraction importante des sansouires est inondée, ce qui rend souvent délicate la délimitation des marais ou baisses. Les sédiments du fond des étangs ne peuvent être considérés comme des sols proprement dits et ils seront donc mentionnés à part.

Suivant son altitude par rapport au niveau de la mer et par rapport au niveau de la nappe phréatique, le sol présente une couverture végétale différente. Ceci est dû au fait que les teneurs en sel ne sont pas les mêmes : dans les parties basses, les remontées sont maxima alors que sur les parties hautes elles sont plus faibles. En outre, dans ces dernières, il y a un lessivage du sel qui permet à une végétation dense de s'installer, végétation qui ne comprend que très peu d'espèces halophiles. Pédologiquement parlant, il semble possible de dire que les solontchack occupent la plus grande partie de la Camargue du Sud : ces sols sont caractérisés par les efflorescences salines blanches. La composition chimique révèle une riche teneur en calcium, avec seulement 1 à 2 % de chlorure de sodium, un peu de sulfate de chaux et peu de carbonate de calcium. Le complexe absorbant reste saturé de calcium et le pH atteint au maximum 8 à 8,5. La nappe phréatique salée se trouve alors aux environs de 60 cms de profondeur ; au-dessus de cette nappe, on peut différencier un horizon AI, de couleur grise, contenant peu d'humus, à structure en grumeaux et ayant environ 10 cms d'épaisseur. Un horizon A2 se trouve entre A1, et la nappe salée, et est de couleur gris clair. Il n'y a pas d'horizon B d'accumulation. Ce sol ressemble donc à un sol de steppes, mais avec une certaine teneur en chlorure de sodium. Il est probable que la remontée de la nappe salée fait évoluer peu à peu ce sol vers un autre type, le sol à alcali. Décrit par Aubert d'Afrique du Nord ce sol est peu différencié, mais est intermédiaire entre les Solontchak (sols à efflorescences blanches) et les Solonetz, à efflorescences noires. La différence essentielle entre ces 2 sols est que la structure en grumeaux a tendance à se dégrader dans les seconds. Le sol est alors moins compact et le pH, nettement plus élevé, peut atteindre 9 à 10. Il y a du carbonate de soude en solution. Le complexe absorbant n'est plus entièrement saturé de calcium : le sodium occupe de 10 à 20 % de ce complexe et a tendance à provoquer la dispersion des argiles. Ces sols à efflorescences noires (Solonetz) ne se rencontrent qu'assez rarement en Camargue. G. Tallon (1958) a très récemment fait une étude de ces sols et montré comment ils étaient peu à peu colonisés par une végétation pionnière qui provoque un exhaussement qui leur permet de se dessaler secondairement par lessivage. Le complexe absorbant des Solonetz situés dans des dépressions et non colonisés par de la végétation est presque totalement saturé de sodium : les efflorescences sont alors composées de matière organique et de carbonate de soude. Le lessivage des argiles est important et il existe dans ce cas un horizon B1 d'accumulation, qui manque dans les Solontchak, et qui est imperméable.

Il est intéressant de noter le processus d'évolution de ces sols. Les sols salins sont des sols de climat sec que l'on trouve dans les régions où la nappe salée est peu profonde. Ce sont les courants ascendants qui y dominent, l'évaporation étant supérieure aux précipitations. Ceci correspond bien aux conditions existant en Camargue. Les sols alcalins quant à eux, caractérisent un climat plus humide ou les régions à sols salins irriguées par l'eau douce. En période humide, les mouvements sont descendants, et ascendants au contraire en période sèche. Il y a donc décalcification en période humide et remontée des sels de sodium en période sèche. Le calcium est ainsi lentement remplacé par le sodium, ce qui amène une dégradation lente mais continue. Les Solonetz enfin, ne se forment qu'en régions trop humides ou trop irriguées. Il n'y a plus dans ce cas que des courants descendants qui provoquent la dispersion des argiles. L'évaporation superficielle, en certaines périodes telles que celles où souffle le mistral, fait concentrer en

surface le carbonate de soude qui a dissous l'humus. L'irrigation à l'eau douce, accompagnée d'un drainage, réalise les conditions de formation des Solonetz. En irriguant sans discernement toute la basse Camargue on risque donc d'aboutir à des sols totalement dégradés et stériles.

Actuellement cependant, dans la majeure partie du delta, ce sont encore les courants ascendants qui dominent, permettant aux Solontchak de se maintenir.

La couverture végétale varie avec la teneur en sel du sol : dans les zones les plus élevées, donc les plus déssalées, qui correspondent souvent à des régions d'anciennes cultures sèches, une association végétale peu halophile s'est établie, le Therobrachipodion. Dans les zones un peu plus basses et un peu plus salées (environ 1 % de NaCl) une autre association domine, le Salicornietum fruticosae. Lorsque la teneur en sel atteint de 1,5 à 3 %, cette association est remplacée par l'Arthrocnemetum glauci, autre association encore plus halophile qui disparaît, laissant le sol à nu dès que la teneur en sel est supérieure à 3 %.

3) Les eaux

Il n'est pratiquement pas possible de donner en quelques lignes une idée précise de l'hydrologie du delta du Rhône. En outre ces eaux camarguaises influent directement sur la faune odonatologique et justifient en quelque sorte sa répartition, constituant le cadre même dans lequel se place l'étude écologique de ce groupe. C'est pour ces raisons que je m'attarderai davantage sur cette question.

a) LES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES DES EAUX

Chlorinité totale : ce facteur est généralement considéré comme prépondérant par bien des auteurs, bien que d'autres - peu nombreux il est vrai - estiment qu'il n'est pas le seul responsable des particularités faunistiques ou floristiques des eaux. Les chlorures autres que ceux de sodium (qui se trouvent en quantité variable dans les eaux poikilohalines) seraient, pour ces derniers, également importants. C'est pour cette raison, entre autres, que j'ai toujours mesuré la chlorinité totale et non pas le seul Na Cl.

Il est possible de rencontrer en Camargue toutes les concentrations en chlorures, de 0 à la saturation. Schématiquement, les concentrations les plus faibles se trouvent en haute Camargue, tandis que les plus fortes se situent en bordure de mer et principalement dans les surfaces préparatoires des salines. Dans la partie nord, l'influence de l'Homme tend à abaisser la chlorinité, dans la partie sud, au contraire, ce même facteur tend à l'élever. Pour abaisser la salinité, l'unique solution est d'irriguer et de drainer donc d'apporter de l'eau douce pompée dans le Rhône et de la rejeter ensuite dans les marais de basse Camargue où elle maintient un niveau d'eau élevé en été (Vaccarès, Fournelet, etc.). Pour augmenter la salinité au contraire, il faut évaporer une partie de l'eau et l'opération est d'autant plus facile qu'on prend comme point de départ une eau renfermant déjà une teneur en sel plus importante. La Camargue centrale se trouve comprise entre ces deux

extrêmes, entre ces deux intérêts contradictoires. Ceci explique presque toute l'hydrographie actuelle du delta, dont le régime des eaux tend à évacuer à la mer le maximum d'eau peu salée, sans toutefois en éliminer trop ; les stations de pompage, qui prennent l'eau de mer pour alimenter les surfaces préparatoires des salines, doivent en effet y pomper une eau dont la concentration est voisine de celle de la Méditerranée (environ 33 gr/litre de sel). En gardant toujours présent à l'esprit cet aspect schématique de la Camargue, il est possible de reconnaître, en plus des régions cultivées et irriguées, 2 grandes zones : la première, celle des marais et étangs assurant l'écoulement des eaux d'irrigation vers la mer, la seconde celle des marais et étangs recevant de l'eau de mer pour l'exploitation des salines. Ces deux zones occupent la plus grande superficie du delta, mais il existe en outre quelques marais suffisamment isolés qui échappent à leur influence, ou tout au moins à leur influence directe. Il est indispensable, pour la clarté de l'exposé, de traiter séparément ces deux types de marais.

- Marais recevant les écoulages des cultures irriguées ::Ce sont les plus importants, pour les Odonates, en particulier, parce que les eaux d'irrigation en maintenant leur niveau constant, ont transformé de nombreux marais temporaires en marais permanents, et que les importantes dilutions dues à ces apports d'eau presque douce font que la salinité y reste faible pendant la majeure partie de l'année. Durant les mois d'hiver, on peut noter des salinités comprises entre 1 g./litre (St Seren) et 10,3 g./l. (Fournelet). Les concentrations hivernales les plus fréquentes dans ces types de marais sont respectivement de 1,5 à 2 g./l. pour le ST. Seren, de 2 à 3 g./l. pour la Baisse Salée et les Relongues, de 3 à 7 g./l. pour le Vaccarès, de 7 à 10 g./l. pour le Fournelet, etc ... Si l'on descend plus au sud de la Camargue, toujours pendant les mois d'hiver nous trouvons des salinités plus élevées : 16,7 g./l. (étang de la Dame, 2.1.1958), 32 g./l. dans un fossé entre le Fangassier et la Dame à la même date, 25,5 g./l. dans un étang proche de Bauduc, le 5.10.1956 etc... Si l'on peut donc, grossièrement, observer une concentration de plus en plus forte des eaux, même en hiver, lorsqu'on descend vers le sud, il faut cependant noter qu'il existe en moyenne Camargue, c'est-à-dire à la latitude de la Tour du Valat, des localités, de superficie souvent réduite, où les concentrations hivernales sont élevées. J'ai ainsi pu noter 19,3 g./l. dans une roubine proche du Sambuc, le 15.11.1957, et 13 g./l. au marais de la Fangouse à cette même date. Le 24.1.1958, j'ai relevé 18,2 g./l. dans une dépression des Garcines, sur le domaine même de la Tour du Valat. Il serait possible de multiplier les exemples dans ce sens, comme ceux en sens inverse : une mare proche de Beauduc, donc au voisinage de la mer, avait, le 5.10.1956, une salinité de 12,2 g./l., tandis qu'une autre, le 28.1.1958, dans cette même région, n'avait que 0,3 g./l. ; une autre encore, toute proche de la précédente et à la même date, n'avait que 1,6 g./l. de sel, etc. C'est à dire combien il est délicat de schématiser dans ce domaine et combien est arbitraire l'augmentation croissante des salinités des eaux lorsqu'on va du nord vers le sud de notre région.

Les valeurs que je viens de mentionner caractérisaient les marais recevant des écoulages d'eaux usées par les cultures irriguées, pour la période hivernale. Comment se présentent les teneurs en chlorures de ces marais pendant l'été ? Une très grande partie d'entre eux reste maintenant "en eau", mais certains, s'isolant par suite de la baisse du niveau ne reçoivent plus

d'eau de collatures et s'assèchent entièrement. Avant d'arriver à un assèchement complet la concentration en sel augmente alors rapidement : en 1955, j'ai pu noter à la Baisse Salée de la Tour du Valat 5;3 g./l. le 10.6. puis 4,8 le 30.6, 5,9 le 12.7., 6,1 le 20.7., 7,0 le 28.7., 7,6 le 5.8., 11,4 le 26.8., 10,3 le 1.9., 15,5 le 7.9., 13,8 le 14.9. et 21,8 le 20.9.. L'apparition des pluies, précoces cette année là, fit redescendre rapidement la concentration à 4,2 g./l. (7.10.1955). l'élévation de la concentration est encore plus rapide et plus importante aux Relongues passant de 4;5 g./l. en mai 1955 à 63,7 le 22.7. juste avant l'assèchement complet. J'aurai l'occasion, en traitant des modifications survenues dans les biotopes étudiés durant ces dernières années, de signaler les variations importantes du cycle annuel de cette station et les concentrations très différentes observées lors des déssications successives de ce marais.

L'élévation de la salinité est également importante, sans toutefois atteindre de telles proportions, dans les marais qui ne s'assèchent pas entièrement en été. Le St. Seren, par exemple, est passé pendant l'été 1956 de 3,35 g./l. le 17.4. à 3,7 le 28.5., 4,3 le 5.6., 4,7 le 29. 6., 2,9 le 15.7., 5,1 le 25.7., 5,8 le 1.8., 6,7 le 15.8., ce qui fut la concentration maxima observée. De son côté le Fournelet en 1955 a vu sa chlorinité s'élever de 6,2 g./l. (24.4.) à 9,7 le 20.7. En 1957, ce même Fournelet atteignait la salinité maxima de 16,8 g./l. et en 1958, le maximum fut de 40,1 le 22.9., alors que les niveaux étaient sensiblement identiques. Pour le Vaccarès, il est difficile de déceler actuellement une véritable augmentation de la salinité en été ; une des raisons en est probablement que mes prélèvements ont été effectués à quelques mètres du bord, dans une zone où l'influence des écoulages de rizières est assez importante (environs des cabanes blanches, proches de Romieu).

Parmi les eaux qui subissent l'influence des rizières, certaines inversent leur cycle de salinité. La roselière du Vaccarès, à l'embarcadère de la Réserve, en fournit un bon exemple. Les chlorinités furent de 0,6 g./l. le 11.7.57, 0,3 le 17.9.57 et atteignirent 5,8 le 20.1.58 puis 6,05 le 20.2. 58. Ces chiffres, comparés à ceux d'une station en eau libre, située à quelques centaines de mètres de là seulement, semblent bien montrer que l'importante végétation de la phragmitaie retient l'eau douce et surtout empêche le mélange avec les eaux plus salées. Ce n'est que pendant l'hiver que ce mélange peut avoir lieu, d'une part parce que les apports d'eau des rizières sont inexistants pendant cette période, d'autre part parce que les vents violents qui soufflent facilitent l'homogénéisation des eaux. Il semble cependant qu'il ne faille pas exclure des contacts avec la nappe phréatique : une roubine de la Tour du Valat, proche des rizières, voit sa chlorinité estivale se situer entre 0,5 et 0,7 g./l. (11.7. et 25.9.1957) quand les rizières sont en eau ; pendant l'hiver, la salinité de cette même roubine atteint 1,6 (20.12.1957) à 1,75 (30.1.1958). Or il n'existe aucune communication entre les rizières et cette roubine, si ce n'est par infiltration. Cette infiltration d'eau douce possède une charge due à la différence des niveaux existant entre les rizières et la roubine, si bien que le niveau de l'eau reste élevé en été, dépassant parfois le niveau hivernal. Comme, de plus, cette roubine n'est en communication avec aucun système d'écoulage, et qu'elle est beaucoup plus un fossé d'où la terre a été extraite pour construire la digue ("caisse d'emprunt"), son eau paraît être principalement

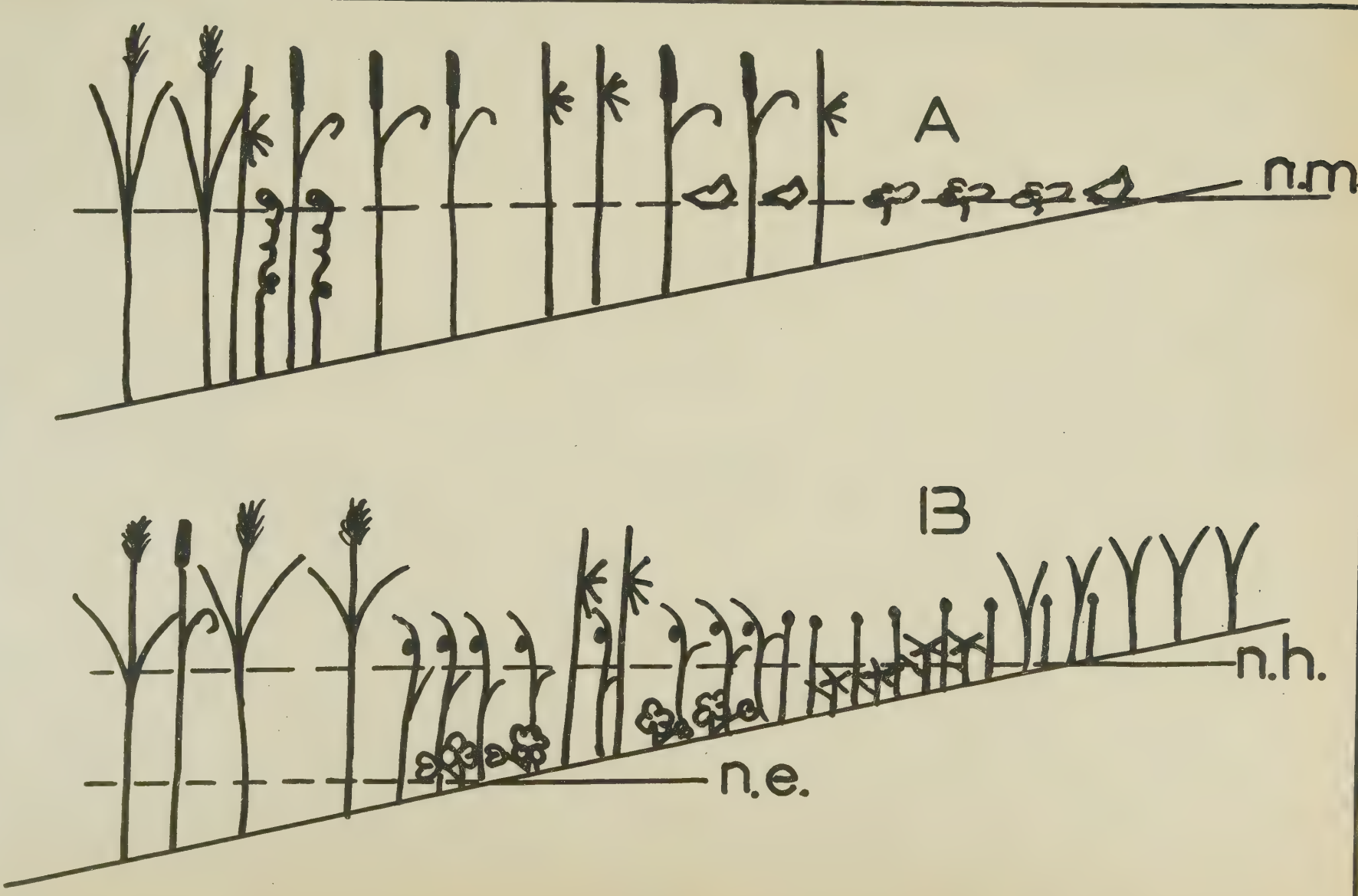
d'origine souterraine et par conséquent en relation étroite avec la nappe phréatique. La teneur en sel de cette roubine reflète à mon avis au moins grossièrement, celle de la nappe phréatique qui, au voisinage des rizières, s'adoucirait l'été de façon sensible pour reprendre en hiver une salinité plus élevée.

- Marais recevant de l'eau de mer : s'ils ne présentent pas d'intérêt pour la faune odonatologique du fait de leur forte salinité, ils revêtent un intérêt tout particulier pour la faune des Invertébrés aquatiques d'une part et pour les oiseaux d'autre part. C'est pour ces raisons surtout que j'en dirai ici quelques mots. La salinité hivernale n'y est jamais inférieure à 30 g./l., même après les pluies. La surface couverte par ces surfaces préparatoires est assez importante et pénètre à plusieurs kilomètres à l'intérieur des terres, surtout dans la partie est du delta (le Fangassier est depuis peu devenu un bassin de concentration qui n'est séparé que par une digue, voire par des vannes, d'eaux très peu salées provenant des rizières d'Amphise). A titre d'exemple j'ai pu noter dans cette région ; à la Galère, 39,7 g./l. le 24.1.1957, à l'étang de Boulein, 75,4 à la même date, 47,5 au Vaisseau le 7.2.1957 et 96,3 à St. Genest à cette date également, etc. En été, les concentrations en sels augmentent encore de façon très sensible et atteignent ou dépassent fréquemment 200 g./l. dans les derniers "carreaux" de concentration, qui ne sont pourtant pas totalement azoïques. Tout le circuit de l'eau est ici commandé par l'homme qui vide à volonté tel ou tel étang, si bien qu'il est vain de vouloir suivre de façon précise l'influence des pluies sur les niveaux ou l'action de la nappe phréatique. J'étudierai cependant plus loin les effets de la salinité sur la flore et sur la faune des Invertébrés dans ces régions sursalées, mais de manière très brève.

Du fait même de la faible profondeur de l'ensemble des marais et étangs du delta, il est impossible de mettre en évidence une différence notable de la salinité entre la surface et le fond. Il n'existe donc pas de variations verticales comme c'est le cas ordinairement dans les eaux saumâtres de la Baltique ou de la Mer Noire. Les seules variations qui existent en Camargue sont des variations horizontales, d'autant plus importantes que les vents sont plus violents. Ce fait a déjà été souvent signalé, non seulement pour le Vaccarès mais encore pour tous les étangs du midi méditerranéen (G. Petit, G. Petit et D. Schachter). Aussi ne citerais-je qu'un seul exemple, pris dans le St. Seren et qui montre bien que ce phénomène n'est pas limité aux seuls marais ou étangs de grande étendue. Le 22.9.1955 j'y ai en effet noté une salinité de surface et de fond de 7,8 g./l. à ma station habituelle, située sur la rive est près de son milieu. Or dans la partie sud du marais, la salinité était de 10,3 g./l. à cette même date. Le 10.5.1957 du sud vers le nord, j'ai relevé les teneurs en sel suivantes : 2,7 - 2,75 - 2,65 - 2 g./l. C'est la proximité de plus en plus grande d'un écoulage d'eau peu salée qui provoque ces variations, ce qui n'est pas sans répercussion sur la répartition de la faune comme de la flore.

Les sédiments qui tapissent le fond des marais et des étangs semblent jouer un rôle important dans les variations de la salinité. La nature même de ces sédiments est malheureusement mal connue, surtout du fait de leur grande variabilité (Duboul-Razavet, 1955). Cependant, suivant cet auteur, il est possible de distinguer deux parties essentielles dans les dépôts des marais :

n. m. = NIVEAU MOYEN DES EAUX. B : FLORE DES EAUX OLIGOSAUMATRES-OLIGOPOIKILOHALINES TEMPORAIRES.
n. h. = NIVEAU EN HIVER, n. e. = NIVEAU EN ETE, LORSQU'IL Y A DE L'EAU, CES MARAIS ETANT LE PLUS GENERALEMENT A SEC A CE MOMENT DE L'ANNEE.



PHRAGMITES COMMUNIS

HELEOCHARIS PALUSTRIS

TYPHA SP.

JUNCUS GERARDI

ALISMA ET DAMASONIUM

SCIRPUS LACUSTRIS

RANUNCULUS BAUDOTII

JUNCUS MARITIMUS

SCIRPUS LITTORALIS

AZOLA SP.

LEMMA TRISULCA

SCIRPUS MARITIMUS

UTRICULARIA SP.

POTAMOGETON PECTINATUS

MYRIOPHYLLUM SPICATUM

RUPPIA MARITIMA BREVIPEDUNCULATA

ALGUES VERTES FILAMENTEUSES

RUPPIA MARITIMA SPIRALIS

COQUILLES DE CARDIUM

SQUELETTE DE SALICORNIA

- une partie de nature minéralogique inerte, à laquelle s'ajoutent des squelettes animaux.
- une partie organique vivante, active, capable d'élaborer ou d'éliminer certains éléments.

Le rôle de cette seconde partie a été démontré par de nombreux travaux récents. C'est en particulier aux bactéries que nous devons l'élaboration ou l'élimination de nombreux éléments. Je citerai à ce propos le cycle du soufre tel que l'a décrit Duboul-Razavet pour les milieux lagunaires fermés de Camargue : "Le soufre organique est réduit à l'état de SH_2 dans les sédiments par les espèces sulfo-réductrices (anaérobiose stricte), les gaz diffusent à la surface où ils sont repris par les bactéries sulfoxydantes, dites bactéries sulfureuses pourprées qui les transforment d'abord en soufre métalloidique en utilisant le CO_2 (Rhodothiobactéries) par un mécanisme comparable à la respiration chlorophyllienne sous l'action de la lumière (photocatalyse), puis les oxydent ultérieurement en sulfate. Très abondantes par endroits, elles constituent par leur pigmentation une pellicule rougeâtre caractéristique. Un autre groupe oxydant utilise les nitrates et les sels amoniacaux. Ces processus permettent de lutter contre l'action toxique du SH_2 qui en leur absence empêche le développement biologique d'êtres plus évolués.

Ainsi dans l'étang du Vaccarès à la fin du printemps l'intoxication des mollusques par les produits réducteurs provoque une mortalité intense. Les cardium poussés par les houles, arrivent à la côte les valves entr'ouvertes. Dans l'étang du Fangassier, au contraire, j'ai pu observer à la même époque un voile rouge superficiel très étendu de Rhodothiobactéries. Ces manifestations bio-chimiques sont souvent de courte durée, elles disparaissent ou sont masquées par la complexité des mécanismes mis en jeu".

L'importance des sédiments est variable avec les étangs. Lorsque la végétation est dense (roselière), les dépôts sont abondants et tendent peu à peu à se transformer, pour aboutir, dans un avenir lointain, à des formations de tourbe (Grand-mar). Dans les marais peu salés, mais sans phragmitaies, les sédiments sont également importants : ils sont enlisants durant la période où le marais est en eau, mais durcissent rapidement dès l'assèchement. Ils prennent alors un aspect craquelé caractéristique. Ces fentes de retrait sont verticales, mais souvent des lamelles horizontales se détachent, mettant en évidence l'hétérogénéité granulométrique de ces "vases" (St. Seren, Relongues). Dans d'autres étangs tels que le Vaccarès, la nature du fond est entièrement différente : celui-ci est souvent ferme, surtout dans les zones littorales provenant d'une conquête récente de l'eau sur la terre. Par places, ils reprennent toutefois cet aspect mou et enlisant, riche en bactéries et en diatomés, qu'ils ont dans des marais tels que ceux de la Tour du Valat.

Bien que de nombreuses pages soient consacrées par Duboul-Razavet aux sédiments, aux mécanismes de sédimentation et d'érosion ainsi qu'aux processus d'évolution de ces sédiments, il est un point que cet auteur laisse de côté : c'est leur rôle dans les variations des teneurs en chlorures des eaux situées au-dessus d'eux. Ce rôle me semble bien être cependant mis en évidence par quelques observations précises effectuées sur les relations entre les variations du niveau et les variations de salinité. Si nous considérons, lors des pluies, le rapport de l'augmentation du niveau à la diminution de la salinité, nous constatons qu'il est très différent de ce qu'il devrait

être théoriquement si aucun échange ne se manifestait au niveau du fond. Au St. Seren par exemple, pour une hauteur d'eau de 7 cm, la salinité était le 30.8.1956 de 1,05 g./l. Le 11.9. après les pluies, la profondeur de l'eau était de 24 cm et la chlorinité avait également augmenté , atteignant 1,6 g./l. Le 21 de ce même mois, le niveau était descendu de 1 cm et la salinité avait augmenté de 0,5 atteignant ainsi 2,1 g./l. Le 27 septembre, après de nouvelles pluies, il y avait 43 cm d'eau et la salinité était encore de 1,4 g./l. C'est dire qu'avec l'augmentation du niveau, qui devrait apporter une dilution, donc une diminution de la concentration en sel - même si l'on admet un certain lessivage des terres voisines - il y a eu au contraire une augmentation de la salinité ; puis, pour une diminution insignifiante du niveau (1 cm), il y a eu une augmentation de la concentration de l'ordre du quart de la concentration totale. Enfin, pour une nouvelle augmentation du niveau de presque 50 %, la diminution de la salinité ne fut, elle, que de moins de 25 %. Aux Cerisières, autre marais de la Tour du Valat, j'ai noté des faits semblables : le 16 avril 1957, pour 22 cm d'eau, la salinité était de 1,4 g./l. ; le 23 avril, alors que le niveau avait diminué de 7 cm, la salinité n'était plus que de 1,35 g./l. Le 6 mai, le niveau avait encore diminué de 6 cm et la salinité n'était, elle, que de 1,4 g. Enfin, le 14 mai, il ne restait plus que 5 cm d'eau et la chlorinité était de 1,65 g./l. Entre le 16 avril et le 14 mai, le niveau s'était donc abaissé d'environ les 3/4 de sa valeur alors que la salinité n'avait pas même augmenté du quart. Lors des élévations du niveau d'eau, nous pouvons observer des faits identiques : toujours aux Cerisières, en mars 1957, j'ai noté une hauteur d'eau de 15 cm pour une chlorinité de 1,3 g./l. Après des pluies, le niveau atteignit 24 cm (12.4.57) et la salinité fut alors de 1,2 g. Pour une augmentation de niveau de plus du tiers, la diminution de la teneur en sel n'atteignit donc pas un dixième. Il serait possible de multiplier de tels exemples, mais il me semble préférable de me limiter à ces quelques cas et de tenter de donner une explication à ces phénomènes. Tout semble se passer comme si, lors de l'assèchement, une partie des chlorures en solution était absorbée par les sédiments et comme si, lors des pluies, ces mêmes sédiments remettaient en solution une partie des chlorures, rétablissant ainsi un équilibre qui, sans cet apport, serait rompu. Il est cependant probable que le mécanisme est en réalité beaucoup plus complexe et que les sédiments ne sont pas seuls en cause. Les remontées de sel (efflorescences blanches) en surface de certaines terres et sur les feuilles de quelques espèces végétales tendraient à montrer qu'en période de forte évaporation, par mistral par exemple, les migrations du sel pourraient être assez lointaines. Quoiqu'il en soit, le résultat de cette action probable des sédiments est d'éviter de brusques variations de salinité qui seraient souvent à l'origine de véritables hécatombes chez les représentants de la faune invertébrée aquatique.

pH

Les seules indications concernant ce facteur en Camargue ont été données par Schachter (1949), puis par Petit et Schachter (1954). J'ai, toutefois, eu déjà l'occasion d'indiquer dans mes précédents travaux quelques valeurs de pH des eaux camarguaises qui diffèrent sensiblement de celles publiées par Schachter puis par Petit et Schachter. Ces auteurs écrivent en effet : "le

pH oscille entre 7 - 7,7 dans les eaux douces et oligohalines (1) ; il varie de 8 - 8,4 dans les eaux meso- et polyhalines, alors qu'il peut atteindre 9 dans les eaux hyperhalines (étang de Monro, le 30 Août 1941, alors que la teneur en NaCl était de 80 pour 1000)". Petit et Schachter lient donc directement le pH à la concentration en chlorures. Mais il existe aussi d'autres facteurs qui influent, bien plus considérablement encore, sur le pH d'une eau. Au St.Seren par exemple, j'ai pu noter en mars 1956 (13 et 22.III) un pH de 8,3 s'élevant, le 31.III, à 8,4. Le 17 avril, il atteignit 8,7 et le 2 mai il était de 9,5. Le 15 mai il vait atteint 10,4 et il resta à une valeur voisine de ce chiffre jusqu'au 11 septembre, date à laquelle il devint inférieur à 10. A la fin de décembre, il avait à nouveau une valeur voisine de 8,4. Or les salinités, pendant toute cette période, n'ont varié que dans de faibles proportions, passant de 3,5 g./l. le 13.III à 3,3 le 15.V , à 3,7 le 28.V , et à 1,6 le 11 septembre. Ces salinités ne peuvent donc pas être tenues pour totalement responsables des variations du pH constatées. On sait que des échantillons d'eau, ramenés en laboratoire et mis en chambre noire perdent très rapidement leur pH élevé ; si une fraction de l'échantillon est, par contre, laissée à la lumière du jour, le pH reste stable beaucoup plus longtemps. On sait aussi que le pH varie, dans la nature, au cours d'une même journée sur une même station alors que la chlorinité garde les mêmes valeurs (St. Seren, 30.7.1955 : 6 h. = 9,4 ; 11 h. = 9,9 ; 16 h. = 9,9 ; 19 h. = 9,8). Il semble donc bien qu'il faille attribuer des variations de ce type à la photosynthèse. Il m'est malheureusement impossible de dire quels sont les végétaux responsables. L'augmentation du pH va toujours de pair avec la croissance brusque des Myriophyllum et Potamogeton. Le fait que le pH, dans les échantillons ramenés en laboratoire soit capable de rester à une valeur élevée en l'absence de ces plantes, nous force cependant à penser qu'elles ne sont pas les seules responsables. Il est possible que le phytoplancton, dont l'étude a été presque complètement négligée en Camargue jusqu'en 1957, puisse également jouer un rôle important dans les variations du pH au cours de la journée et pendant le cycle annuel. La présence de certaines bactéries pourrait aussi jouer un rôle non négligeable.

Il faut encore noter que ces pH élevés caractérisent essentiellement les marais peu salés où la flore est importante. Dès que la chlorinité augmente, le pH varie beaucoup moins, surtout dans les marais et étangs où la flore (herbiers) est presque totalement absente. Au Vaccarès, par exemple, sous les cabanes blanches, les valeurs du pH furent toujours situées en 1956 et 1957 entre 8,1 et 8,7. Dans les étangs les plus riches en sel, il peut atteindre des chiffres quelque peu supérieurs, mais qui ne dépassent que rarement 9. Encore faut-il observer que pour des concentrations en chlorures identiques, les pH peuvent être très différents.

S'il est fréquent de noter que les valeurs du pH varient d'un point à un autre d'un marais (variations horizontales), il est également fréquent de trouver des variations verticales en un point donné, contrairement à ce qui se passe pour la salinité. En effectuant des prélèvements à l'aide d'une pipette, j'ai obtenu, en 1955, les chiffres suivants pour le St. Seren :

---

(1) pour ces auteurs : eau oligohaline : de 0,2 à 2 g./l. ; eau mesohaline de 2 à 16,5 g./l. ; eau polyhaline de 16,5 à 36 g./l. ; eau hyperhaline > 36 g./l.

date	pH surface	pH fond
20.8	9,9	9,7
27.8	9,4	9,0
7.9	9,7	9,4
16.9	9,2	9,2

Bien que peu importante, cette variation mérite cependant d'être mentionnée. Elle tend à indiquer une petite diminution du pH au niveau des sédiments. Les relations entre le pH et la faune ne seront envisagées que plus loin, mais j'indiquerai dès à présent que les Invertébrés en général ne semblent pas incommodés par ces valeurs élevées, alors que les Vertébrés (poissons : Cyprinus carpio principalement) paraissent affectés par cette forte alcalinité. La mort des carpes n'est toutefois pas causée directement par un pH élevé, mais ce dernier traduit une concentration importante en ions hydroxydes, qui, eux, sont probablement toxiques pour certains poissons.

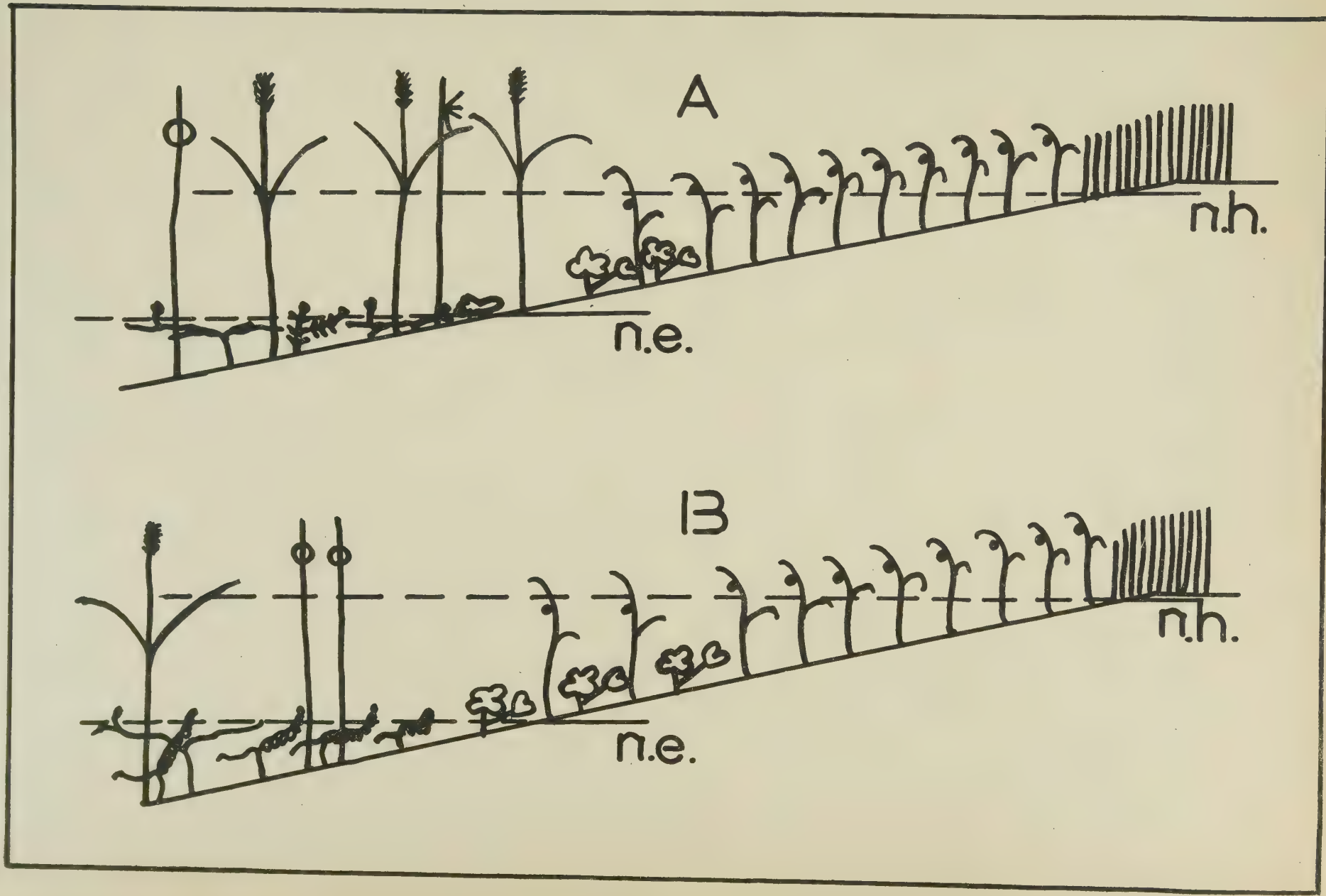
Autres constituants chimiques

La diversité de composition des eaux saumâtres a été reconnue depuis longtemps par de nombreux auteurs ; aussi ne peut-il être question, dans le cadre volontairement restreint de cette introduction, d'approfondir ce point. Je me contenterai de citer quelques chiffres qui me semblent particulièrement significatifs.

Tandis que les divers chlorures se trouvent en équilibre dans l'eau de mer, ils varient dans les eaux saumâtres aussi bien d'un étang à un autre que dans un même étang au cours de l'année. Le 4 septembre 1958, par exemple, quatre eaux avaient une teneur en NaCl de 60 mg./l. alors que leurs teneurs en Ca et Mg étaient totalement différentes : la première avait 64 mg. de Ca et 4,8 de Mg., la seconde, 20 de Ca et 26,7 de Mg ; la troisième, 76 de Ca et 7,3 de Mg et la dernière 64 de Ca et 9,7 de Mg.

Les matières organiques, comme on est en droit de s'y attendre dans une région où il y a de nombreux taureaux et chevaux, sont souvent très abondantes dans les eaux de Camargue. Certains marais, en dehors des paturages, présentent cependant des teneurs en matières organiques élevées. Elles sont alors d'origine végétale tandis que dans les autres marais elles sont surtout d'origine animale.

n. h. NIVEAU D'HIVER, n. e. = NIVEAU D'ETE. B : FLORE DES EAUX SAUMATRES-MESOPOIKILOHALINES.



Teneur en matières organiques de quelques eaux camarguaises

Localités	date	Mat. organ. animale	Mat. organ. végétale
Cerisière moyenne	1.12.58	-	15,6 (mg.02/1.)
" "	20.12.58	-	14,0 "
" "	3. 2.59	16,6 (mg.02/1.)	29,0 "
Vaccarès roselière	17. 9.58	-	15,5 "
Vaccarès cabanes	17. 9.58	-	12,6 "
Fournelet	17. 9.58	-	18,1 "
St. Seren	17. 9.58	-	14,0 "
Baisse Salée	9. 1.59	8,8 (mg.02/1.)	14,6 "
" "	14. 1.59	10,4 "	14,4 "

Les compositions chimiques de quelques eaux sont résumées dans le tableau ci-après :

Composition chimique de quelques eaux camarguaises

Localités	date	pH	Alcal.	Oxyg.	Mat.Org.	NH_3	NO_2	Deg.Hyd.	Ca.	Mg.	ClNa
Prairie inondée	4.9.58	8	3,5	15	8,1	0	0	18	64	4,8	60
Rizière	"	8,5	3,5	14	114,2	0	0	16	20	26,7	60
Roubine à roseaux	"	7,0	3,8	1,25	4,8	0	+	22	76	7,3	60
Roubine à Typha	"	7,4	4,4	6	5,5	0	0	26	76	17	100
Roubine	"	7,6	3,5	12,5	8,1	0	0	20	64	9,7	60
St. Seren (dans pas de taureau)	"	7,2	15,5	1,25	38,3	+	0	120	160	194	3700
B. Salée (petite dépression)	"	7,8	7,2	7	84,7	?	0	480	560	826	21000
B. Salée	9.1.59	-	4,2	-	8,8	0	-	124	345	92	5100
Cerisière	3.2.59	7,6	3;0	-	16,6	0	-	21	53	20	900

La diversité des compositions chimiques des eaux, sur une surface très réduite, est bien mise en évidence par ce tableau et montre combien il est délicat, si l'on veut tenir compte de tous les facteurs, de présenter un tableau synthétique pour un ensemble aussi vaste et aussi "fluctuant" que la Camargue.

Température

L'importance attribuée à ce facteur est variable suivant les auteurs ; les spécialistes américains, Hedgpeth entre autres, lui accordent une importance capitale, tandis que les européens ne lui donnent qu'une valeur secondaire.

Les auteurs américains contemporains utilisent la température, et la salinité, pour établir des graphiques analogues aux climatogrammes basés sur les moyennes mensuelles de températures et les précipitations. De telles figures, utilisées dans l'étude des milieux aquatiques saumâtres, ont été dénommées par Hedgpeth "hydrographic climates" ; ces graphiques sont, comme les climatogrammes, directement comparables d'une région à une autre, mais il serait indispensable, pour traduire de façon précise les conditions d'un seul étang ou marais, d'en effectuer un grand nombre pour chaque cycle annuel. J'ai déjà indiqué, en effet, en parlant de la salinité, qu'on observait fréquemment des variations horizontales de ce facteur. Il en est de même pour la température qui est, en plus, sujette à des variations verticales. S'il n'est pas rare, pendant l'hiver, que la température soit sensiblement identique dans tout un marais (2 à 7 degrés cent. à la Baisse Salée durant l'hiver 1956-1957), surtout parce qu'il y a absence quasi complète de végétation et parce que le vent souffle souvent avec violence, il est exceptionnel au contraire de rencontrer en été dans un marais deux points qui soient à la même température. Au St. Seren, pendant l'été 1956, j'ai pu noter par exemple 32,5° C. pour la couche d'eau au-dessus de la végétation de Potamogeton et 25° C. au même moment sous cette végétation (5.VIII; quelques jours plus tard, je notais 33° C. au-dessus des Potamogeton et 24° C en dessous de ceux-ci. La différence est aussi sensible entre les emplacements abrités du vent et ceux qui y sont exposés. Enfin, lorsque la végétation émergeante est importante, il n'y a pas de différence de température entre la surface et le fond, mais les zones à l'ombre ont une température très inférieure à celle notée dans les parties ensoleillées. On peut donc affirmer qu'il existe bien un climat hydrographique par "micro-milieu", le nombre de ceux-ci pouvant être élevé et variable non seulement d'un marais à un autre, mais encore dans un même marais au cours de l'année. Enfin, une dernière raison pour laquelle ce système me paraît difficilement applicable en Camargue est que bon nombre de marais s'assèchent en été et qu'il ne peut plus être question, pour de telles stations, de climat hydrographique.

b) FLORE ET CYCLE ANNUEL

La végétation aquatique revêt des aspects différents du nord au sud du delta. En utilisant le même schéma que pour la salinité, nous pouvons dire qu'au nord du Vaccarès et le long des 2 bras du Rhône, donc que dans les eaux les moins salées, la flore aquatique est avant tout dominée par les Phragmites communis et les divers Typha . Tous les marais ou étangs de la Camargue centrale sont, au contraire, surtout occupés par des herbiers qui ne dépassent presque jamais la surface de l'eau : se sont les herbiers à Potamogeton pectinatus et Myriophyllum spicatum lorsque la salinité reste assez faible, et à Ruppia et à Athenia filiformis lorsque celle -ci est plus élevée.

o O o

Il ne m'appartient pas de dresser ici un inventaire de la flore : M. G. Tallon, directeur de la Réserve, le poursuit très régulièrement depuis de nombreuses années et le complète chaque année, étendant ainsi nos connais-

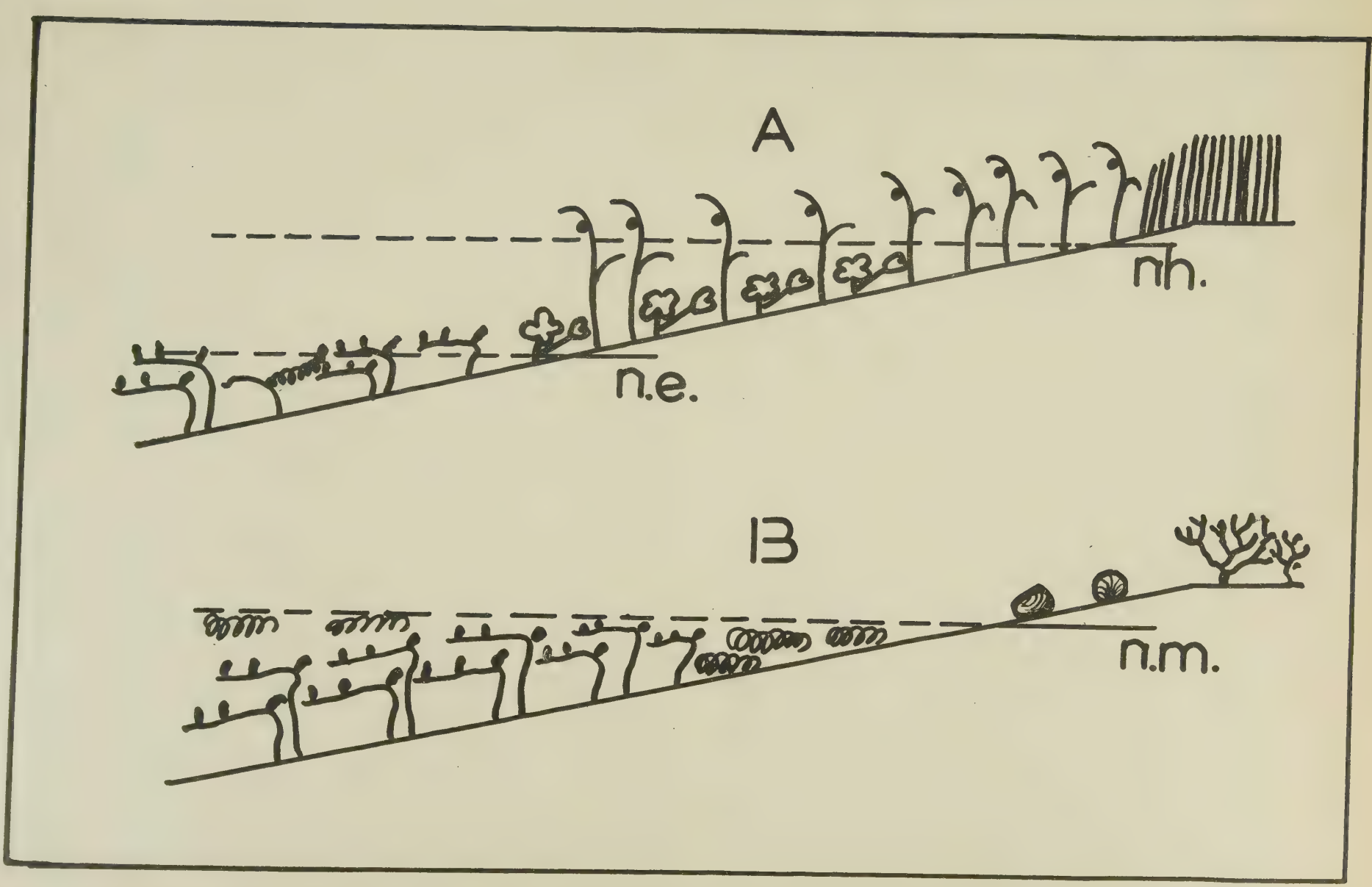


Fig. 8 - FLORE DES EAUX CAMARGUAISES ; A : FLORE DES EAUX SAUMATRES-MESOPOIKILOHALINES+. n. h. = NIVEAU D'HIVER n. e. = NIVEAU D'ETE. B : FLORE DES EAUX POLYSAUMATRES-OLIGOPOIKILOHALINES. n. m. = NIVEAU MOYEN.

sances de cette question. Je lui dois d'ailleurs une partie importante des déterminations des plantes récoltées au cours de mes prélèvements.

Les marais où les Phragmites et les Typha dominent sont avant tout des marais où l'eau persiste pendant presque toute l'année et où la chlorinité reste très faible. Il est très délicat de séparer écologiquement les Phragmites des Typha, bien que les peuplements de ces espèces soient généralement purs : il est fréquent d'observer, dans un même marais, une zone à Phragmimites et une zone à Typha, sans que ces deux peuplements s'interpénètrent. L. Bigot, effectuant la carte phytosociologique de la Tour du Valat, a fait les mêmes observations, sans que nous puissions trouver ni lui ni moi une explication satisfaisante à ces limites. La "roselière" du Vaccarès est souvent composée de Typha et de quelques touffes de Phragmites seulement, dispersées ça et là dans l'autre peuplement. Il faut noter cependant que les Typha se développent abondamment dans les rizières et dans leurs roubines d'écoulage, tandis que les roseaux croissent surtout dans les marais ou dans les canaux d'apport d'eau douce. Ceci permettrait donc de penser que les Typha sont écologiquement moins exigeants que les Phragmites et que c'est surtout la présence d'eau pendant l'été qui est importante pour eux, alors que la condition optimale serait,au contraire, pour les roseaux la présence d'eau pendant toute l'année ; une sécheresse partielle estivale pourrait cependant être supportée. Il semble probable que la nature du fond joue en outre un rôle de premier plan dans la répartition en Camargue de ces végétaux.

Peu d'espèces végétales se rencontrent dans les phragmitaies : suivant la teneur en sel on trouve des Lemna trisulca, des Azola,sp. et des Utricularia sp. (eau douce et eau très peu salée) ou des Ceratophyllum demersum (lorsque la salinité s'élève un peu plus) ; c'est le cas dans la roselière du Vaccarès où, toutefois, cette plante n'existait pas jusqu'à une date toute récente.

En plus des marais et étangs de Haute Camargue, les Phragmites et les Typha colonisent, avec des sous-strates identiques, de nombreuses roubines de moyenne et basse Camargue. Tous les canaux d'apport d'eau douce, comme ceux d'écoulage des rizières, sont progressivement envahis par cette végétation qui pénètre également dans les marais et étangs de basse Camargue adoucis par les apports d'eau douce des rizières.

Bon nombre de marais, dans la partie peu salée de la Camargue, ont une végétation entièrement différente et presqu'exclusivement composée d'herbiers submergés. Ces herbiers sont à base de Fluviales et occupent la presque totalité de certains marais : Potamogeton pectinatus var. scoparius et Myriophyllum spicatum en sont les plantes les plus caractéristiques. D'autres Potamogeton (P. natans et P. crispus) occupent par endroits, des superficies relativement restreintes. A côté des Fluviales, il y a de nombreuses Characées, dont G. Tallon (1957) a publié une liste. Des Scirpus maritimus et Ranunculus baudoti forment une ceinture à ces marais, soulignant les régions qui s'assèchent le plus longuement en été. Parfois, s'ajoutent quelques pousses de Ph. communis, de Scirpus littoralis et lacustris qui forment des touffes au centre de ces marais.

Si l'on croit les dires de vieux propriétaires camarguais, la flore de ces marais n'est différente de celle des marais à roseaux que par suite de

de la présence des manades de taureaux dans les premiers, et de leur absence dans les seconds. Il est bien certain que ces manades ne restent pas sans influence sur l'évolution de la flore d'un marais, mais il est cependant très probable qu'ils ne sont pas seuls en cause ; le piétinement par les Ongulés, leur pâture et leurs défécations sont autant de facteurs qu'il ne faut certes pas négliger, mais les exigences des herbiers me sont apparues comme nettement différentes de celles des Phragmites et Typha. Apparaissant dès mars-avril, les Potamogeton et Myriophyllum commencent à fleurir et à fructifier dès la fin avril - début mai. C'est une époque où la salinité des eaux n'est pas encore très forte, et comprise entre 3 et 5 g./l. Par la suite (juillet à septembre), après la fin de la fructification, la chlorinité peut prendre des valeurs très supérieures, de 7 à 15 g./l. Dès 5 g./l., les Myriophyllum prennent un aspect flétri, tandis que les Potamogeton supportent de 8 à 10 g. avant de s'étioler. Ces concentrations cependant ne semblent pas nuire aux graines qui restent capables de germer l'année suivante. La condition d'un développement optimum des herbiers à Potamogeton et Myriophyllum paraît donc être une eau qui soit permanente ou, en tous cas, qui ne s'assèche que très peu et tardivement ; il faut aussi que la teneur en sel de ces eaux, au moment de la floraison et de la fructification, soit inférieure à 4-5 g./l.

Les eaux temporaires, qui s'assèchent dès le mois de mai ou de juin suivant les années, ont une flore très différente de celle des marais précédemment cités ; elle varie, en outre, avec la salure des eaux. Dans les dépressions les plus douces et les plus temporaires (draille de Fiélouse), aucune végétation aquatique ou sub-aquatique ne prend place: seuls les Statice limonium et quelques touffes de Salicornia fruticosa, aspect le moins halophile de la sansouire, peuplent ces faibles étendues. Lorsque les eaux, toujours très faiblement salées (de 0,5 à 5 g./l.) demeurent plus longuement, on voit s'ajouter à cette végétation non seulement des plantes sub-aquatiques, mais encore des aquatiques vraies. Ainsi apparaissent : Oenanthe fistulosa, Polypogon maritimum, Damasonium polyspermum, Alisma plantago et ranunculoides ainsi que Typha australis, Scirpus maritimus, Heleocharis palustris, Ranunculus baudoti etc. Si la salinité dépasse 5g./l., presque toutes ces espèces disparaissent : il ne reste plus que le R. baudoti et le S. maritimus, plantes qui donnent un aspect classique aux marais de Camargue ayant une salinité assez forte (cycle annuel du sel entre 5 et 16-20 g./l.), et dont l'eau ne disparaît qu'assez tard en été (juillet-août). Dans les parties les plus profondes de ces marais, là où l'eau subsiste plus longtemps et où la salinité peut atteindre des valeurs encore supérieures, il n'est pas rare d'observer la présence d'une forme particulière du Ruppia maritima, le Ruppia maritima brevipedunculata Tallon. Il arrive parfois, dans les baisses assez profondes et qui restent en eau à la fin du printemps (Saline de la Tour du Valat) qu'on rencontre des pousses de Potamogeton pectinatus avec le R. brevipedunculata. Elles fructifient péniblement et présentent un aspect beaucoup plus ramassé et trapu (aspect "en balais") que celui qu'a cette plante lorsqu'elle vit dans des eaux moins salées. Selon G. Tallon, le R. brevipedunculata peut également se rencontrer en compagnie de Zanichelia pedunculata.

Dans les étangs plus salés, où la teneur en sel n'est jamais, pendant toute la durée du cycle annuel, inférieure à 15 g./l. croît une autre forme

de Ruppia : Ruppia maritima spiralis. C'est cette plante qui forme les immenses herbiers des étangs de basse Camargue (Vieux Rhône, étangs de Beauduc, du Vaisseau, baisse de St. Genest etc.). Elle peut se rencontrer en herbiers purs, ou parfois en mélange avec une plante qui se trouve maintenant confinée en bordure de mer l'Althenia filiformis (Tallon, 1957). Ces 2 végétaux caractérisent les eaux fortement salées, pouvant titrer entre 20 et 76 g./l. Pour que leur développement soit optimum, ces plantes exigent que le niveau de l'eau se maintienne longuement en été. C'est pour cette raison que les herbiers les plus denses se trouvent généralement au centre des marais et étangs et que les plages qui se créent en bordure ne sont recouvertes que de squelettes de végétation terrestre (A. glaucum ou S. fruticosa) et de coquilles de Mollusques (Cardium edule) ou de carapaces de Crabes (Carcinus moenas).

o O o

Jusqu'en 1956, une seule liste de Cryptogames avait été publiée (Bourrelly et Manguin, 1950) et encore les auteurs n'avaient-ils effectué que 2 prélèvements, l'un dans une rizière, l'autre dans un écoulage voisin. Leur liste comprenait cependant déjà 144 espèces. F. Lagadec accepta, en 1956, de me déterminer quelques prélèvements répartis en Camargue : sa liste comprend 150 espèces (166 avec les subsp. et les formes), dont 39 seulement étaient communes avec celles trouvées par Bourrelly et Manguin, ce qui porta à 232 le nombre d'espèces connues de Camargue.

En 1957-1958, enfin j'ai effectué de nouveaux prélèvements , sur l'ensemble d'un cycle annuel, dans 8 stations de Camargue. MM. Bourrelly et Manguin ont bien voulu se charger de dépouiller ces prélèvements, et des résultats partiels paraîtront prochainement.

Il est bien certain que les résultats complets de ces cycles ne pourront constituer qu'un début de nos connaissances du phytoplancton des marais camarguais et qu'il restera beaucoup à faire dans ce domaine qui paraît être très intéressant.

c) FAUNE ET CYCLE ANNUEL

Il est particulièrement difficile de schématiser quand on a affaire à un ensemble aussi vaste que celui de la faune aquatique de Camargue. Comme d'autre part, peu de choses sont encore connues à son sujet et que les larves d'Odonates, qui en font partie, y jouent un rôle important, je m'efforcerai d'être aussi précis que possible sans toutefois m'étendre trop longuement.

On a souvent écrit que la faune des eaux saumâtres était pauvre en espèces mais riche en individus. Il faut donc s'entendre en premier lieu sur ce qu'on appelle des "eaux saumâtres". Pour G. Petit (1953), les eaux saumâtres sensu stricto sont uniquement les eaux dont la salinité est comprise entre 9,5 et 4,5 g./l. Celles dont la salinité est inférieure à ce chiffre constituent les "milieux prélimniques", et celles dont la teneur en sel est comprise entre 9,5 et 15 g./l. forment les eaux "pré-saumâtres", tandis que

celles qui titrent de 15 à 36 g. sont des milieux "sub-marins". L'ensemble de ces catégories constitue les eaux saumâtres sensu lato. Cependant chaque auteur a tendance à donner des valeurs différentes aux limites de salinité d des eaux saumâtres (sensu lato ou sensu stricto), et il devient particulièrement difficile d'utiliser ce terme sans prêter immédiatement à imprécision. C'est pour cette raison que je préfère le terme de E. Dalh (1956) qui appelle ces eaux "poikilohalines". Ce mot, de plus, insiste bien sur le caractère de variabilité et d'instabilité d'un tel milieu. Comme cet auteur différencie en outre les eaux poikilohalines des homoiohalines (eau douce et eau de mer où les conditions sont, en comparaison, stables), cette dénomination me paraît très intéressante, d'autant plus que le sens même de ces termes change en fonction du système considéré : dans un estuaire où il y a un gradient progressif (système dit "ouvert") d'un milieu homoiohalin, le fleuve, à un autre milieu homoiohalin, la mer, le milieu poikilohalin est constitué par toutes les eaux de salure intermédiaire. Par contre, en présence d'un système sans libre communication avec un milieu homoiohalin (système dit "fermé"), toute eau contenant du sel sera qualifiée de poikilohaline. C'est dans ce dernier sens qu'il faut comprendre, pour la Camargue, le terme d'eaux poikilohalines.

Tableau de la Poikilohalinité des eaux

	eau douce NaCl 0,2	eau saumâtre NaCl de 0,2 à 40	eau de mer de 30 à 40	eau saumâtre NaCl 40 g./l.
libre éch.	homoiohaline	poikiohaline	homoiohaline	poikilohaline
Syst. fermé	homoiohaline	.....Poikilohaline....		

Il est immédiatement évident que la faune ne se répartit pas uniformément à l'intérieur des eaux ainsi définies : l'ensemble de l'inventaire faunistique actuellement réalisé pour la Camargue prouve que ces eaux sont loin d'être pauvres en espèces. On y a trouvé, en effet, environ 70 espèces de Rotifères, 43 de Copépodes (plus du quart des espèces continentales françaises), 25 de Cladocères, 7 de Phyllopodes, 22 d'Hétéroptères, 51 d'Hydrocanthares, 31 d'Hydrophilides et 36 d'Odonates etc.

Comment se répartissent ces divers éléments faunistiques dans les eaux de Camargue, et quelle est l'influence du milieu et de ses variations sur les composantes de cette faune aquatique ? Plusieurs facteurs sont à considérer que nous envisagerons successivement : la teneur en chlorures des eaux et les variations du niveau (leur "permanence"), les pH, et enfin les températures et leurs variations.

Influence sur la faune des Invertébrés aquatiques de la teneur en chlorures et de la permanence des eaux

Le 27 décembre 1957, j'effectuais 4 prélèvements quantitatifs dans les

4 stations que j'ai régulièrement prospectées à la Tour du Valat. La température de l'eau, partout identique, était de 6 degrés cent. Les salinités étaient respectivement de : 1,7 g./l. à la Baisse Salée ; 2,3 g./l. aux Relongues ; 1,7 g./l. au St. Seren ; 0,75 g./l. aux Cerisières. Le dépouillement des prélèvements de faune a donné les résultats suivants (pour 1 litre d'eau) :

Baisse Salée : Cyclopides (stades jeunes) 20. Arctodiaptomus wierzejskii (stades jeunes) 19. Megacyclops viridis (matûres) 16. A. wierzejskii (matûres) 11. Mesopodopsis slabberi 1. Neomysis integer 1. Daphnia magna 3. Chydorus sphaericus 5. Nématodes libres (indet.) 11. Larves Chironomides (indet.) 7. Plea minutissima 2 (imagos)

Relongues : A. wierzejskii (matûres) 63. Megacyclops viridis (mat.) 5. Ostracodes (Cypris sp.) 11. Daphnia magna 2. Nematodes libres 5. Larves Chironomides 3. Sigara lateralis 1. S. stagnalis 1. (imagos).

St. Seren : Megacyclops viridis 21. A. wierzejskii 25. Mixodiaptomus kupelwieseri 7. Cyclops strenuus 5. D. magna 14. Simocephalus exspinosus congener 1. Chydorus sphaericus 7. Ceriodaphnia laticaudata 1. Ostracodes (Cypris sp.) 10 . (Candona ?) 5. Larves Chironomides 4. Nématodes 6. Plea minutissima (imago) 1. Sigara stagnalis (imagos) 2.

Cerisière : Diacyclops bicuspidatus odessanus 23. Diaptomides (stades jeunes) 143. M. kupelwieseri (matûres) 17. Diaptomus cyaneus intermedius (matûres) 2. Hemidiaptomus ingens provinciae 5. Tanymastix lacunae 5. Chydorus sphaericus 101. Simocephalus exspinosus congener 2. Macrothrix hirsuticornis 3. Daphnia pulex 11. Ostracodes (Cypris sp.) 25. Larves Trichoptères 2. Nématodes 5. Stylaria lacustris 1. Rhabdocoeles (indet.) 2.

Il peut paraître surprenant de rencontrer, dans des eaux dont les concentrations en sel sont très voisines les unes des autres, des faunes qui soient si différentes. Mais le fait s'explique très bien si, au lieu de considérer la seule valeur de la salinité lors du prélèvement, on considère les valeurs successives de cette salinité pendant l'année. Tandisqu'à la Baisse Salée les concentrations ont évolué en 1957 entre 1,3 et 6 g./l., elles variaient aux Relongues entre 2 et 21 g. ; au St. Seren, les variations furent comprises entre 1,5 et 15,9 g., et aux Cerisières entre 0,55 et 1,6 g./l. Dans la première station, en outre, la moyenne annuelle fut voisine de 2 g., dans la seconde elle fut supérieure à 4 g., dans la troisième sa valeur approcha de 2 g. tandis que dans la quatrième elle fut inférieure à 1 g. C'est dire que pour cette seule année 1957, nous nous sommes trouvés en présence de 4 cycles de salinité bien différents, ce qui explique, à notre avis, les différences faunistiques observées. Il y a donc des différences de marais à marais, au cours d'une même année, même lorsque ces marais sont situés à une faible distance les uns des autres. Mais il y a aussi, pour chacun de ces marais, des différences entre les cycles d'une année à l'autre, différences qui sont dues autant aux variations de la chlorinité qu'à celles du niveau. Ces dernières peuvent être telles qu'un marais s'assèche certaines années alors qu'il restera en eau l'année suivante. C'est ainsi que les Relongues étaient à sec en 1955, vers le 15 juillet et ne se sont remises en eau qu'aux environs du 20 octobre. En 1956, elles ne furent jamais sèches tandis qu'en 1957, elles s'assèchèrent du début de septembre au 20 novembre. Les variations de la salinité, pendant ces 3 années, furent les suivantes : en 1955, de 4,5 g. en mai à 63,7 en juillet, juste avant l'assèchement,

en 1956, de 3-3,5 g. en mars-avril à 10,2 en août, au moment du niveau le plus bas,
en 1957, de 3-3,5 g. en mars-avril à 21,3 en septembre, juste avant l'assèchement.

Nous avons ainsi, pour une même station, une diversité des cycles annuels qui permet de montrer l'influence sur la faune du facteur "permanence des eaux" d'une part, des facteurs "salinité moyenne" et "écarts entre maximum et minimum de salinité" d'autre part. Les modifications, tant des composantes planctoniques que du nombre des individus récoltés durant ces 3 années aux Relongues, en apportent la preuve. En mai-juin 1955, les populations de Daphnia magna et d'Arctodiaptomus wierzejskii étaient florissantes. Un Copépode Cyclopide, l'Acanthocyclops robustus, se rencontrait également dans ce marais, mais le plus souvent en petit nombre. Au milieu d'octobre de la même année, lors de la remise en eau, les 2 premières espèces citées réapparaissaient en grand nombre, bientôt suivies par le Cyclopide Megacyclops viridis et par des Cladocères tels que Macrothrix hirsuticornis, Alona rectangula. Ces populations subirent durant l'hiver des fluctuations plus ou moins importantes. Pendant l'été, l'eau se maintenant, M. viridis, A. rectangula et Chydorus sphaericus continuèrent à former une population relativement abondante (100-150 individus par litre d'eau). Avec l'augmentation de la concentration en sel au mois d'août, il y eut une baisse très sensible dans les effectifs des différentes espèces (30-40 individus par litre). Après la remontée du niveau, consécutive aux pluies de septembre, un Copépode Harpacticide, l'Onychocamptus mohammed et un Diaptomide, le Calanipeda aquae-dulcis firent leur apparition dans cette station. Il est probable que le niveau élevé des eaux, qui mettait en communication ce marais avec un autre (Baisse Salée), a permis à ces 2 espèces qui y étaient alors abondantes d'envahir les Relongues. C'est d'ailleurs de cette façon que j'explique leur colonisation hivernale par les espèces déjà citées (Megacyclops viridis, Alona rectangula, Macrothrix hirsuticornis etc.), bien que pour certaines d'entre elles il ne faille pas négliger l'existence des oeufs de résistance. Le cycle hivernal 1956-1957 ne présenta pas de points communs avec le précédent : les populations de Daphnia magna et Arctodiaptomus wierzejskii firent presque totalement défaut. Au cours de mes prélèvements hebdomadaires, je ne pus trouver le premier que 4 fois et le second que 3, et toujours n'était-ce qu'un seul individu. Daphnia magna toutefois fut un peu plus abondant en avril-mai 1957. J'ai alors compté jusqu'à 5 individus par litre d'eau, ce qui est négligeable si l'on considère qu'en 1955 il y en avait, à cette même date et en ce même lieu, entre 150 et 250 individus par litre. Ce sont les espèces qui peuplèrent les eaux durant l'été qui se maintinrent pendant tout l'hiver. L'absence de concurrence semble leur avoir permis de former une population prospère au printemps, ce que je n'avais jamais observé auparavant dans ce marais. Ce plancton a disparu au fur et à mesure de l'élévation de la concentration en sel. Lors de la remise en eau qui n'eut lieu en 1957 qu'au milieu de novembre, la faune qui apparut fut identique à celle d'octobre 1955 : Daphnia magna et Arctodiaptomus wierzejskii formèrent la base du peuplement. Ce n'est donc qu'après un assèchement complet de la station que ces 2 espèces de Crustacés apparurent en grand nombre et qu'elles constituèrent une population hivernale florissante.

De tels exemples sont très nombreux et ne sont pas limités aux seuls marais de la Tour du Valat. Ayant déjà eu l'occasion toutefois d'exposer dans diverses publications mes observations à ce sujet, il me semble inutile de m'y étendre plus longuement ici. La conclusion qui me semble se dégager dès à présent, c'est que ce sont les conditions météorologiques (pluviométrie principalement) qui déterminent pour chaque marais une physionomie qui peut être différente d'une année sur l'autre. A cause de l'influence de ces conditions climatiques, il m'a paru indispensable de leur lier le cycle annuel de la faune. C'est pour cette raison que je considère un cycle annuel comme la période commençant avec les pluies d'automne et se terminant juste avant les pluies d'automne de l'année suivante. Il me paraîtrait donc plus juste d'appeler un tel cycle "cycle biologique" étant donné que sa durée peut être différente chaque année.

Après cette rapide évocation des variations de la faune d'Invertébrés aquatiques en fonction des cycles de salinité et de permanence des eaux, il nous faut voir maintenant dans quelles catégories d'eaux se trouvent les faunes les plus riches et dans quelles autres catégories se rencontrent les faunes les plus pauvres. Un premier exemple caractéristique sera fourni par les représentants d'un ordre d'Insectes autre que les Odonates, sur lesquels je reviendrai en détail par la suite. Les nombreux prélèvements d'Hydrocanthares effectués avec L. Bigot nous ont permis de mettre en évidence, comme pour les Crustacés, l'importance de la salinité et du critère de permanence des eaux. Dans les marais où les cycles annuels de la salinité sont identiques mais où les uns sont permanents tandis que les autres sont temporaires, nous avons noté une inversion du cycle des Hydrocanthares. Alors que dans les marais permanents le maximum d'espèces et d'individus se rencontre au Printemps et en été (rôle de refuge de ces milieux) le maximum tant d'espèces que d'individus dans les marais temporaires se rencontre au contraire en automne et en hiver. Et ceci est la règle, que la salinité de ces marais soit relativement faible ou qu'elle soit plus élevée. Seuls le nombre et la nature des espèces varient avec la salinité. Nous avons par exemple, trouvé 32 espèces (sur les 51 actuellement recensées en Camargue) dans des marais dont la salinité pendant toute l'année était comprise entre 0,5 et 5 g./l. Dans d'autres marais où la moyenne annuelle était inférieure à cette dernière valeur, mais où la salinité maxima était comprise entre 5 et 16 g./l., il n'y a plus que 19 espèces. Lorsque la moyenne est comprise entre ces deux chiffres, nous trouvons encore 16 espèces. Mais dès que la moyenne est supérieure à 16 g./l., on ne rencontre plus que 2 espèces qui vivent également dans les bassins de concentration des salines, l'Hydroporus limbatus et le Coelambus parallelogrammus).

Le critère du nombre d'espèces ne peut pas être aussi net dans le cas des Copépodes, étant donnée leur origine marine. Dès que la salinité s'élève, les formes d'eau douce sont remplacées par des formes d'eau saumâtre puis par des formes marines littorales (Harpacticidés essentiellement). Il est fréquent de rencontrer dans des eaux titrant 30 g./l. plus d'espèces que dans des eaux qui ne titrent que 6 ou 7 grammes. Il s'établit cependant une succession d'espèces en fonction de la salinité, succession qu'il est relativement facile de schématiser. Dans les marais où la salinité est toujours inférieure à 5 g., surtout s'ils sont temporaires, prolifère la majorité des Diaptomus (Diaptomus cyaneus intermedius, Hemidiaptomus ingens provinciae, Mixodiaptomus kupelwieseri). Un Cyclopide est également bien repré-

senté dans ces eaux, le Diacyclops bicuspidatus odessanus, variété dont le type se rencontre également en Camargue, mais dans des eaux plus salées et permanentes. Dans des eaux dont la salinité moyenne est encore inférieure à 5. g/l., mais dont le maximum est compris entre 5 et 16 g., se trouvent des espèces qui vivent également en eau douce (Megacyclops viridis) mais les plus nombreuses ne sont signalées qu'en eau saumâtre (Arctodiaptomus wierzejskii, Onychocamptus mohammed etc.). Dès que la salinité moyenne devient plus élevée, ce sont les formes marines littorales qui prolifèrent (Tisbe longicornis, Harpacticus littoralis). Enfin, j'ai rencontré dans des flaques côtières, où la salinité minima est la salinité marine et où le maximum peut être très élevé (jusqu'à 100 g./l.) une espèce qui n'était jusqu'ici connue que des eaux sursalées de la région de Suez, le Neocyclops salinarum. Cette espèce fut aussi trouvée dans les bassins de concentration des salines.

L'élimination successive des Cladocères, à mesure que s'élève la salinité, prouve encore l'importance de ce facteur. Il m'est arrivé, dans quelques eaux douces de Camargue, de recenser simultanément 9 espèces de Cladocères (Esquineau de la Tour du Valat, le 23.1.1958) à savoir : Daphnia pulex Chydorus sphaericus,Macrothrix hirsuticornis,Simocephalus vetulus,Eurycercus lamellatus,Alona rectangula,Alona quadrangularis, Lathonura rectirostris Ceri daphnia laticaudata.
Dans les eaux où la teneur en sel reste toute l'année inférieure à 5 g./l.; j'ai pu rencontrer simultanément jusqu'à 5 espèces. Il faut cependant tenir compte du fait que les représentants de cet ordre sont capables, grâce aux ephippium, de supporter de fortes concentrations. Ces formes de résistance leur permettent d'attendre des conditions favorables à leur développement, conditions qui ne sont le plus souvent réalisées qu'en hiver, en Camargue. Les 2 espèces de Cladocères qui me semblent le plus aptes à supporter de fortes salinités sous forme de femelles parthénogénétiques sont Daphnia magna (jusqu'à 7-8 g.) et Alonella nana (jusqu'à 20-25 g./l.).

Influence sur la faune des Invertébrés du pH et de la température.

Tandis que la salinité et la permanence des eaux sont responsables de modifications importantes de la flore et de la faune, le pH et la température ne semblent être que des facteurs secondaires.

Corrélativement aux augmentations saisonnières du pH, je n'ai pu noter de modification sensible de la faune d'Invertébrés.

En ce qui concerne l'influence de la température, j'ai déjà eu l'occasion de publier en 1957 une courte note sur les effets de la vague de froid de février 1956 sur la faune des Invertébrés des eaux camarguaises. A cette occasion je n'ai constaté aucune modification de la faune des Crustacés en 1956 par rapport à l'année précédente, si ce n'est un décalage dans le temps de la période de développement maximum de cette faune. J'insistais sur le fait que le froid eut cet effet paradoxal d'entraîner un avancement, une précocité plus grande de la faune des Crustacés des eaux camarguaises. L'effet fut au contraire très différent chez les Insectes ; les dégâts parmi les larves de Coléoptères Hydrocanthares furent considérables, mais les imagos habitant les marais relativement profonds survécurent. Chez les Odonates, je n'ai pu trouver une seule larve tuée par le froid : leur mode de

respiration explique probablement cette différence de mortalité entre larves de Coléoptères et larves d'Odonates. Les premières sont obligées, pour respirer, de venir à la surface de l'eau pour prendre de l'air, tandis que les secondes ont un système trachéen qui leur permet une respiration aquatique

En dehors de cette période anormale, je n'ai fait aucune observation qui permette d'attribuer un rôle important aux variations parfois brutales de la température. La faune planctonique semble apte à supporter, au moins quand il s'agit d'adultes, des écarts souvent voisins, voire supérieurs à 10 degrés C. Il me paraît par contre bien évident que l'éclosion des oeufs de certaines espèces de Crustacés par exemple est en relation étroite avec les conditions de température. Les éclosions ne peuvent avoir lieu qu'entre des limites de température bien précises chez des Phyllopodes tels que Chirocephalus stagnalis, Triops cancriformis ou encore Imnadia yeyetta. En ce qui concerne les Odonates, je montrerai également l'influence de la température sur la précocité de la période de vol de quelques espèces, et donc son influence sur la rapidité plus ou moins grande du développement larvaire. Les mues successives ne peuvent en effet prendre place que dans les limites très précises de température, et la mue imaginale est également soumise à son action.

o O o

Les variations du pH, comme celles de la température, ne semblent pas modifier profondément la composition de la flore et de la faune des eaux camarguaises. Par contre, les facteurs qui m'ont paru le plus important à ce sujet sont le cycle de la salinité et la "permanence" des eaux. Les observations que j'ai effectuées à ce sujet m'ont peu à peu amené à douter de la valeur des classifications usuelles des eaux poikilohalines. Il m'a paru arbitraire de prendre telle concentration plutôt que telle autre comme valeur critique. Elle l'est pour un ordre mais ne l'est plus pour un autre, ce qui explique les nombreuses divergences de vue entre les auteurs de classifications "classiques" des eaux saumâtres. Il m'a semblé qu'à ce système étroit et rigide il était préférable d'en substituer un autre, basé sur des considérations écologiques et s'adaptant facilement à tous les extrêmes rencontrés en Camargue.

Etant donné que seules les valeurs des chlorinités moyennes, maxima et minima, interviendront, jointes au critère de permanence, pour distinguer les unes des autres les diverses catégories d'eau, il n'est pas nécessaire que les limites soient très précises. J'ai donc recherché en dépouillant les résultats de mes prélèvements quantitatifs hebdomadaires, effectués pendant 4 ans sur 4 stations, et ceux des prélèvements qualitatifs effectués pendant le même temps sur de très nombreuses stations, les valeurs pour lesquelles des changements importants étaient régulièrement observés tant pour la flore que pour la faune.

Les grandes divisions à effectuer dans les moyennes annuelles de la salinité semblent ainsi être les suivantes :

1 - eau oligosaumâtre : salinité moyenne annuelle comprise entre 0,5 et 5 grammes/litres.

2 - eau saumâtre : salinité moyenne comprise entre 5 et 16 g./l.

3 - eau polysaumâtre : salinité moyenne comprise entre 16 et 40 g./l.

4 - eau salée : salinité moyenne supérieure à 40 g./L.

Ces mêmes valeurs servent encore pour définir les écarts entre salinité maxima et minima d'un milieu. Certaines eaux ont leur maximum et leur minimum de salinité qui se situe dans la même classe que leur moyenne, alors que d'autres pourront voir l'un ou l'autre de ces extrêmes se situer dans une catégorie différente.

Ceci m'a amené à individualiser quatre types d'eaux poikilohalines qui sont ainsi définis:

Type oligopoikilohalin : eau dont les maximum et minimum de salinité se situent dans la même catégorie que sa chlorinité moyenne. Ce qualificatif pourra donc s'appliquer aussi bien à une eau oligosaumâtre que saumâtre, polysaumâtre ou salée, telles qu'elles viennent d'être définies.

Type mesopoikilohalin : eau dont le maximum se situera dans la catégorie immédiatement supérieure à celle du minimum. Si le maximum se trouve dans une catégorie au-dessus de celle occupées simultanément par la moyenne et le minimum, j'ajoute le signe +, mais lorsque c'est le minimum qui se trouve dans une catégorie inférieure à celle occupée par le maximum et la moyenne, je mets le signe -.

Type polypoikilohalin : eau dont le maximum se situera deux catégories au-dessus de celle du minimum, quelle que soit la catégorie où se place la salinité moyenne. Dans les cas extrêmes, le maximum et le minimum pourront être séparés par 3 catégories. Le signe + précisera ici que seuls les maxima sont au-dessus de la catégorie de la moyenne, le signe - que seuls les minima sont inférieurs à la moyenne, et le signe $\pm$ que les maxima et minima sont de part et d'autre de la moyenne. Dans les cas où il ne peut y avoir d'équivoque sur le sens de la variation (eaux oligosaumâtres ou salées), il sera inutile d'en préciser le sens; + et -, dans ces cas, préciseront que l'écart est maximum.

Type subpoikilohalin : il me paraît indispensable de créer ce terme pour l'utiliser dans le cas où l'influence stabilisante de l'homme est directe. Je n'utiliserai donc ce mot que pour caractériser certains biotopes alimentés par pompages, qu'il s'agisse des rizières ou des bassins de concentration des salines. Les premières, qui trouvent ainsi leur place dans la classification des eaux camarguaises, seront des eaux oligosaumâtres-subpoikilohalines, alors que les étangs de concentration seront des eaux salées-subpoikilohalines.

Le tableau ci-après résume cette classification à 2 directions, l'une exprimant la salinité moyenne, l'autre l'écart maximum annuel :

Oligopoikilohaline	Mesopoikilohaline	Polypoikilohaline	Subpoikilohaline
oligosaumâtre saumâtre polysaumâtre salée	oligosaumâtre saumâtre polysaumâtre salée	oligosaumâtre saumâtre polysaumâtre salée	oligosaumâtre saumâtre polysaumâtre salée

Nous arrivons ainsi à une "catégorisation" selon 2 variables, qui ne peut pas prêter à confusion ; la moyenne sera exprimée en premier et l'écart en second. Telle eau sera saumâtre-mesopoikilohaline + alors que telle autre pourra être oligosaumâtre-oligopoikilohaline. Ainsi, en deux mots, l'ensemble du cycle annuel est mis en évidence.

Il faut cependant ajouter pour que le cycle annuel soit véritablement indiqué de façon complète par cette nomenclature, s'il y eut,ou non assèchement ; nous aurons alors des eaux qui pourront avoir le même cycle de salinité (moyennes, maximum et minimum dans les mêmes catégories), mais dont l'une sera temporaire et l'autre permanente. Les composantes faunistiques et floristiques seront alors nettement différentes, ce qui prouve suffisamment la valeur de ce critère (Aguesse 1957, p. 358-359).

D'autres facteurs ont cependant été laissés de côté dans cette classification, facteurs qui ont cependant leur valeur. La température notamment n'a pas été utilisée dans ce système et il me semble également que, dans une pareille tentative de classification, il ne faudrait pas entièrement négliger des facteurs tels que l'oxygène dissous et surtout la teneur en matières organiques d'origine animale ou végétale, qui paraissent susceptibles d'expliquer les différences dans les composantes faunistiques, et peut-être même floristiques, de marais qui ont par ailleurs des cycles de salinité et de permanence identiques.

Bien que chaque catégorie d'eau soit représentée par une superficie différente chaque année, en relation avec la pluviométrie, il est intéressant d'indiquer de manière approximative les proportions relatives des eaux les unes par rapport aux autres.

Les eaux homoiohalines sont représentées uniquement par les canaux d'apport d'eau douce du Rhône et par les roubines où se déversent ces eaux. Si les canaux d'apport d'eau douce traversent la Camargue en de nombreux points, les roubines d'eau homoiohaline ne sont, quant à elles, situées qu'aux environs immédiats des terres cultivées. La superficie totale occupée par ces eaux est donc assez réduite.

Tous les marais et étangs de Camargue constituent des eaux poikilohalines, telles qu'elles ont été définies précédemment.

Les eaux oligosaumâtres-oligopoikilohalines permanentes sont, parmi elles, les plus rares et ne se rencontrent qu'à proximité des eaux homoiohalines dont elles subissent l'influence : ce sont en effet les infiltrations à partir de ces dernières qui transforment ces marais qui ne seraient que temporaires en marais permanents.

Les eaux qui ont le même cycle de salinité mais qui sont temporaires occupent une superficie plus vaste, comparativement aux précédentes. Elles sont constituées par des dépressions de surface souvent réduite, mais proches les unes des autres (les 3 Cerisières à la Tour du Valat, les dépressions des Garcines, etc.). Le fait qu'elles sont totalement isolées des influences des cultures irriguées permet de les trouver tous les ans sensiblement identiques à elles mêmes, les seules variations enregistrées étant dues aux agents atmosphériques.

Les eaux oligosaumâtres-mesopoikilohalines englobent de nombreux marais et étangs du delta : le St. Seren, la Baisse Salée sur le domaine de la Tour

du Valat, rentrent, certaines années, dans cette catégorie, tout comme le Vaccarès (Roselière de la Capelière) en 1957-1958. Cependant, tandis que les deux premiers sont généralement temporaires, le dernier est désormais permanent.

Les eaux mésosaumâtres-oligopoïkilohalines sont représentées encore par le Vaccarès, hors des roselières, pendant le cycle annuel 1957-1958 ; les différences faunistiques et floristiques qui sont parfaitement visibles entre ces deux parties du même étang sont encore bien une preuve de l'importance des critères utilisés.

Les eaux mésosaumâtres-polypoïkilohalines existent sur le domaine de la Tour du Valat où elles sont représentées en 1956-1957 par les salines et en 1955-1956 et 1957-1958 par les Relongues.

La majorité des étangs de basse Camargue ont des salinités moyennes comprises entre 16 et 40 gr./l., et peu d'entre eux voient, au cours du cycle annuel, leur concentration en sel sortir de ces limites (eau polysaumatre-oligopoikilohaline).

Les milieux subpoikilohalins, artificiellement créés par l'homme, ont une superficie en continuelle augmentation. En 1957, on chiffrait aux environs de 15 000 hectares la surface occupée par les rizières en eau : c'est dire qu'avec les nécessités de l'assolement plus de 20 000 hectares sont en réalité préparés pour recevoir du riz (sur les 70 000 environ que couvre la grande Camargue). Quant aux exploitations salinières, on peut estimer aux environs de 13 000 hectares leur superficie actuelle, y compris les surfaces préparatoires.

4) Modifications de ces milieux au cours des 20 dernières années

Il n'existe malheureusement que peu de points de comparaison précis qui permettent de noter de manière très détaillée les modifications subies par les milieux camarguais pendant ces 20 dernières années. En ce qui concerne la flore, la seule source valable se trouve dans les travaux de G. Tallon et pour la faune dans les travaux de D. Schachter et de G. Petit et D. Schachter. Cependant, dans un cas comme dans l'autre, nous ne sommes en présence que de données soit très générales, soit très fragmentaires, qui ne permettent que difficilement de se faire une idée d'ensemble précise. Toutefois, certaines publications de G. Tallon, consacrées plus particulièrement aux eaux du delta, ainsi que la comparaison des listes floristiques et faunistiques données par ces auteurs avec celles que j'ai moi-même obtenues, permettent de tirer quelques conclusions sur les modifications du milieu.

a) PRECAUTIONS POUR L'UTILISATION DES OBSERVATIONS

Durant les quatre années où j'ai effectué des observations quantitatives et qualitatives sur les eaux camarguaises, j'ai pu noter des variations importantes d'une année à une autre. J'ai déjà publié à plusieurs reprises (1957,1958) mes observations tant sur les modifications de la flore des Relongues que sur celles de la faune du St. Seren et des Relongues pendant les années 1955-1956 et 1956-1957. Il convient désormais d'ajouter que le retour

de conditions climatologiques plus normales (répartition des pluies), permit à ces marais de retrouver en 1957-1958 une flore et une faune identiques à celles qu'ils avaient en 1955. Ceci montre bien qu'il peut être extrêmement délicat de distinguer une modification passagère d'une évolution à long terme.

L'utilisation des listes faunistiques s'avère aussi délicate et doit être faite avec beaucoup de précautions. Les Cerisières, milieu bien limité et fermé aux influences autres qu'atmosphériques, en sont un exemple. Il m'a été possible d'y observer en 1956 la totalité des espèces suivantes de Phyllopodes (Petite Cerisière) :

Tanymastix lacunae
Chirocephalus stagnalis
Branchipus stagnalis
Imnadia yeyetta
Triops cancriformis.

Or, depuis cette date, B. stagnalis n'a jamais pu être retrouvé ni dans la petite Cerisière, ni dans aucune autre station de Camargue. De même, I. yeyetta et T. cancriformis n'ont été observés dans cette station qu'à deux autres reprises en 1957, et jamais en 1958. Seuls, Tanymastix lacunae et Chirocephalus stagnalis y furent régulièrement observés. Devons-nous en conclure que ce milieu s'est modifié depuis 1956 ? Je ne le pense pas, tout d'abord parce que les salinités et les pH sont restés identiques à ce qu'ils étaient et ensuite parce que ces dépressions sont toujours restées temporaires. C'est, à mon avis, dans les différences climatologiques qu'il faut rechercher l'explication de ces anomalies. En 1956, les pluies se succédèrent durant tout l'été alors qu'en 1957, il n'a plu qu'en juin, après un assèchement en mai. C'est durant ces périodes estivales que les Phyllopodes précédemment cités se sont développés. En 1956, les Imnadia, Triops et Branchipus se sont trouvés, les premiers, pendant tout l'été, le dernier uniquement en septembre, date à laquelle la petite Cerisière était précisément à sec en 1957. Ces espèces de Phyllopodes me paraissent donc être uniquement estivales, ce qui explique leur absence complète les années où ces dépressions étaient à sec durant cette période. Toutefois, les oeufs pouvant supporter des dessications répétées et prolongées, il est probable que ces espèces réapparaîtront dans ces stations dès qu'elles y trouveront des conditions favorables. Il est à noter que les Triops et Imnadia existent également en été dans les rizières.

Il peut, dans ces conditions, paraître préférable d'observer la flore aquatique pour déceler les véritables modifications d'un milieu. Cependant, là encore, il faut être très prudent dans les interprétations. En 1936, par exemple, la Baisse Salée de la Tour du Valat était une roselière, donc un marais à faible salinité et se maintenant longuement en eau. Par la suite, les roseaux disparurent totalement pour céder la place à des herbiers submergés de Potamogeton pectinatus et de Myriophyllum spicatum. Ceux-ci se maintiennent encore actuellement, mais les roseaux ont réapparu brusquement en 1957 et 1958, soit plus de 20 ans après leur disparition de ce marais. Or, en 1936, il n'y avait pas encore de rizières ni de dilution des eaux des marais par des apports importants d'eau douce, et en 1957-1958 il y avait déjà une dizaine d'années que les eaux de collature des cultures irriguées se déver-

saient régulièrement dans la Baisse Salée, soit directement soit indirectement.

J'ai déjà eu l'occasion, d'autre part, de citer d'autres exemples d'apparition puis de disparition brutales et temporaires de plantes aquatiques, aux Relongues par exemple, ce qui confirme encore cette observation qu'il est très délicat d'utiliser la flore phanérogamique pour différencier une simple modification passagère d'une véritable évolution à long terme.

Ces quelques considérations préliminaires étant faites, il reste cependant intéressant de tenter de faire le point des modifications subies par les eaux camarguaises durant ces 20 dernières années.

b) MODIFICATIONS SUBIES PAR LES EAUX PENDANT CES 20 DERNIERES ANNEES

J'ai déjà dit que G. Tallon avait consacré quelques publications aux eaux de Camargue. C'est à lui que nous emprunterons les principales données relatives aux modifications des milieux aquatiques. En 1938, cet auteur nous trace le bilan général suivant du régime des eaux en Camargue : "Il a déjà été exposé ici à plusieurs reprises comment l'ensemble des eaux pluviales et d'arrosage du delta, collectées au Vaccarès par un réseau de canaux, avait pris un volume de plus en plus considérable par suite de l'extension de la culture de la vigne;que le niveau d'hiver de la nappe générale d'eau devenait de plus en plus élevé, submergeant les routes et même les terres sous les eaux salées qui, en tous les cas, ne pouvaient pas s'écouler et amenant une montée de sel néfaste à toutes les cultures ; qu'on avait proposé pour y remédier d'effectuer de gigantesques travaux devant amener par pompage le niveau du Vaccarès à 50 centimètres au-dessous de celui de la mer ; que ce projet très onéreux, et qui aurait bouleversé toute la partie primitive de la Camargue, et donc détruit la Réserve, paraissait inutile à beaucoup de personnes compétentes et que celles-ci estimaient qu'en faisant fonctionner judicieusement les différents systèmes de vannes placées dans la digue à la mer, on arriverait à évacuer le surplus nocif des eaux de la Camargue". Plus loin dans ce même travail, G. Tallon tire les conséquences biologiques de cette modification du régime des eaux : "Au point de vue biologique, quelle a été la répercussion du nouvel état de choses ? Nous avons montré, dans le numéro 20 des Actes, qu'il y avait un commencement d'évolution dans la bordure végétale des étangs, qui tend vers l'installation d'une flore moins halophile, mais c'est dans le milieu même des eaux du Vaccarès que les changements ont été les plus profonds. Ils sont même tellement importants que l'on peut se demander si d'autres causes ne sont point intervenues.Les grands herbiers de Ruppia maritima, plantes phanérogames annuelles, submergées, un peu analogue aux Zostères, qui recouvraient toute la partie peu profonde de l'étang, ont été réduits à peu de chose ; par contre est apparue, en quantité chaque jour plus considérable, une algue flottante qui se présente sous la forme de paquets de gros crins verts (ce sont des Chaetomorpha)." Cet auteur évoque ensuite la sécheresse momentanée qui sévit en Camargue, sécheresse qui n'est pas qu'estivale, mais qui se prolonge même en hiver due à l'absence de pluies, et G. Tallon en examine les conséquences, heureuses dans l'ensemble, puis conclut : "Cette sécheresse ne s'est pas terminée avec l'été et après quelques faibles pluies en octobre et novembre, immédiatement bues par le sol, elle a repris en décembre. Aussi, jamais depuis le début de la Réserve n'a-t-on vu la Camargue aussi sèche

en hiver. Le Vaccarès est bordé de vastes plages, toutes les baisses et même certains étangs comme le Fangassier sont entièrement sans eau, alors que pendant les premières années de la Réserve à cette époque une même nappe d'eau recouvrait toute la Basse Camargue, mettant par exemple 40 centimètres d'eau sur la route du Salin de Badon".

Dès cette date nous sommes donc en présence d'un excès d'eau dû aux cultures. Cependant, de faibles précipitations provoquent un abaissement très sensible du plan d'eau et nous voyons déjà se dessiner un des caractères principaux de la Camargue, qui se trouve être la grande amplitude de variation du régime des eaux.

Ce n'est qu'en 1949 qu'il nous est possible de retrouver de nouvelles indications sur l'état des eaux camarguaises et sur leurs modifications depuis 1938. "Depuis 1936 les années sèches succèdent aux années sèches sans interruption en Provence" (G. Tallon, 1949). C'est pour cette raison que les salinités et les niveaux se modifient en Camargue : "les étangs salés, dits "inférieurs", et le Vaccarès ont le plus souvent conservé, même en saison humide, de larges plages exondées, tandis qu'en saison sèche ces plages occupaient ou la totalité ou une très grande surface de ces étangs dont l'eau restante devenait très concentrée". Cependant, aux environs des écoulages d'eau d'irrigation, dans la partie restant humide en été, on note déjà, avant la riziculture, que les "massifs de Phragmites qui, en plusieurs points, entourent l'embouchure des canaux, ont progressé, n'étant plus attaqués par les eaux salées de l'étang."... "La faune n'y perd d'ailleurs rien car les oiseaux sont mieux à l'abri sur les plages au delà des roseaux de bordure" (G. Tallon, 1949).

C'est en automne 1949 que la situation des eaux camarguaises se modifie brusquement et que "le territoire de la Réserve a repris en ce moment son aspect de submersion hivernale qui était la règle au moins pendant les 7 années antérieures" à 1936 (Tallon, 1950). Cette situation cependant ne paraît pas encore suffisante à l'auteur, puisqu'il demande pour sauver les bois des Rièges, biotope d'une valeur botanique exceptionnelle, "une ambiance plus humide et moins salée... Nous pensons que la limitation des évacuations d'eau salée par les vannes de la digue, pour maintenir de l'eau dans les étangs, ne serait qu'un palliatif temporaire, car elle accumulerait dans le bassin du Vaccarès une quantité de sel de plus en plus élevée. Nous estimons qu'il serait préférable d'évacuer à la mer le plus possible de l'eau concentrée des étangs, et de recevoir par contre le plus grand volume d'eau d'écoulage des terres compatible avec la bonne marche des cultures en terrain bas" (Tallon, 1950). Ces apports d'eau douce, d'abord souhaités, prirent rapidement une importance considérable puisque dès 1951 le Vaccarès et les étangs inférieurs recevaient 200 millions de mètres cubes d'eau supplémentaires. Ces apports d'eau de collature coincidèrent en outre avec un retour des années pluvieuses, notamment les hivers 1951-1952, puis 1954-55, si bien que les plages de bordure du Vaccarès disparurent aussi bien l'été que l'hiver. Les premières observations sur les modifications subies par cet étang (modifications du niveau, de la salinité, de la flore et de la faune) furent publiées dès 1954 par G. Tallon et G. Petit-D. Schachter. On peut en extraire les faits suivants qui me paraissent les plus caractéristiques : les salinités qui en 1947, se situaient aux environs de 24 g./l. en mai, 35 en juin à la pointe de Mornès, sont tombées en 1953 aux environs de 10 g./l. en mai et

9 g./l. en juin à cette même station. Les modifications subies par la flore et notamment l'extension considérable de la roselière (à la Capelière, entre autres) sont traitées en détail par G. Tallon. Cet auteur constate en même temps la disparition des plages en été, et donc celle de la végétation terrestre qui les recouvrait. G. Petit et D. Schachter, de leur côté, ont traité des modifications de la faune, la plus spectaculaire de toutes concernant les poissons. D'après ces auteurs, la faune rencontrée au Vaccarès "rappelait autrefois celle de tous les étangs littoraux méditerranéens (Dorades, Turbots, Soles, Loups, Mulets, Athérines)", mais durant les années de sécheresse, de 1936 à 1949, on ne pêchait plus dans le Vaccarès que quelques rares mulets, des Athérines et des Anguilles, sujettes parfois à une mortalité intense". Avec les modifications de la salinité et du niveau, "les Muges ont reparu en quantité importante, ainsi que les Plies. Les Poissons chats (Ameiurus nebulosus Lesueur) sont plus nombreux que jamais. Des espèces, jusqu'alors cantonnées dans les roubines, Abramis brama L., Tinca tinca L. s'y rencontrent aujourd'hui ainsi que les Carpes (Cyprinus carpio L.), les Carassins (Cyprinus Kollari), des Brochets et des Perches-Soleil (Eupomotis gibosus L.)".

Il est malheureusement impossible de faire pour d'autres marais ou étangs les mêmes constatations, des observations détaillées les concernant n'existant pas avant 1953.

Quelles modifications pouvons-nous maintenant mettre en évidence pour les années 1953 à 1958 ? Jusqu'au milieu de 1957, la pluviométrie resta très importante, même en été (en 1956 surtout), ce qui contribua beaucoup à augmenter les volumes d'eau douce reçus par les étangs et marais de Camargue ; il faut en effet noter à ce propos que les pluies augmentèrent par elles-mêmes le volume d'eau, mais qu'en outre l'absence d'évaporation sur l'ensemble des surfaces, évaporation qui est très importante en été, ajouta indirectement des quantités d'eau appréciables. Il semble bien qu'en 1956 le dessalement et le maintien du niveau de l'eau, en été, aient atteint alors leur maximum. Le pompage au Rhône, depuis cette date, d'une partie de plus en plus importante des eaux de collature et la diminution des pluies amenèrent ensuite une nouvelle diminution des niveaux d'eaux. En 1958 nombreux furent, en Camargue, les marais et étangs qui présentèrent des plages découvertes assez importantes ou même ceux qui furent entièrement à sec. Les salinités, de ce fait même, augmentèrent notablement, atteignant en été plus de 40 g./l., au Fournelet, concentration inconnue dans cet étang depuis de longues années. Le Vaccarès lui-même a retrouvé des plages qui, pour être de superficie réduite, n'en sont pas moins importantes à mentionner ; c'est en effet, la première fois depuis 1954 que nous y avons trouvé la flore terrestre de pionniers que G. Tallon a antérieurement décrite et qui est caractéristique des plages temporaires des étangs camarguais (Kochia hirsuta, Salsola Kali, Sueda maritima, Salicornia herbacea etc.). C'est encore cette flore que j'ai rencontrée sur les plages du Fournelet et de nombreux marais de la Tour du Valat, pendant l'été 1958.

Il est donc trop tôt pour tenter de dégager une vue d'ensemble des modifications subies par la Camargue depuis l'extension de la riziculture et surtout trop tôt pour dire si les phénomènes observés sont irréversibles ou non. Il semble bien,que, corrélativement au développement des rizières, il

y eut une série d'années humides qui accentuèrent les phénomènes d'abaissement de la salinité et de maintien du niveau en été. Le pompage au Rhône, désormais réalisé, d'une partie importante des eaux utilisées pour les cultures irriguées et le retour d'années à pluviosité normale devraient permettre de retrouver des niveaux d'été qui soient relativement bas, ainsi que des concentrations en sel plus élevées. Nous sommes ainsi, de 1950 à 1958, en présence d'années de transition ou d'adaptation à des conditions nouvelles qui ont nécessité la mise en place de dispositifs puissants, années qui ne paraissent cependant pas beaucoup plus exceptionnelles par l'abondance de leurs eaux que ne le furent les 13 précédentes par leur sécheresse. Il semble bien que le nouveau régime hydraulique du delta puisse même avoir son utilité, en servant à régulariser, dans les prochaines années, les conditions d'un milieu aquatique où les extrêmes étaient plus la règle que l'exception.

CHAPITRE II

LES ODONATES DANS LE MILIEU CAMARGUAIS

Le milieu aquatique camarguais venant d'être présenté dans son ensemble, il nous parait utile de placer maintenant dans leur biotope les Odonates du delta. J'ai inclus dans ce chapitre les Anisoptères dont nous aurons à tenir compte lors de l'étude synécologique des deux espèces de Zygoptères qui ont été particulièrement suivies. Aprés avoir situé les Odonates dans les diverses catégories d'eau et indiqué leur place, j'évoquerai les particularités de ce peuplement vis-à-vis des régions voisines et je terminerai par les particularités qui lui sont propres ainsi que par les fluctuations d'une année à une autre.

1) Place des Odonates dans les eaux du delta

36 espèces sont actuellement recensées du delta du Rhône. Ce sont :

ZYGOPTERES : Calopterygidae
- *Calopteryx splendens caprai* Conci 1956

Lestidae
- *Sympecma fusca* Van der Linden 1820
- *Lestes barbarus* Fabr. 1798
- *Lestes viridis* Van der Linden 1825
- *Lestes macrostigma* Eversm. 1836
- *Lestes sponsa* Hansem. 1823

Platycnemididae
- *Platycnemis acutipennis* Selys 1841
- *Platycnemis latipes* Rambur 1842
- *Platycnemis pennipes* Pallas 1771

Coenagriidae (1)
Ischnura elegans Van der Linden 1820
Ischnura pumilio Charp. 1825
Coenagrion lindeni Selys 1840
Coenagrion pulchellum Van der Linden 1825
Coenagrion puella L. 1758
Erythromma viridulum Charp. 1840

ANISOPTERES : Aeschnidae
Brachytron pratense Müll. 1764
Aeschna mixta Latr. 1805
Aeschna affinis Van der Linden 1820
Anaciaeschna isosceles Müll. 1767
Anax imperator Leach 1815
Anax parthenope Selys 1839
Hemianax ephippiger Burm. 1839

Gomphidae
Gomphus pulchellus Selys 1840
Gomphus simillimus Selys 1840

Corduliidae
Oxygastra curtisii Dale 1834

Libellulidae
Libellula fulva Müll. 1764
Libellula quadrimaculata L. 1758
Orthetrum coerulescens Fabr. 1798
Orthetrum cancellatum L. 1758
Sympetrum vulgatum L. 1758
Sympetrum striolatum Charp. 1840
Sympetrum meridionale Selys 1841
Sympetrum fonscolombei Selys 1840
Sympetrum sanguineum Müll. 1764
Sympetrum depressiusculum Selys 1841
Crocothemis erythraea Brullé 1832

Dans un précédent travail (Note préliminaire sur les Odonates de Camargue, 1955) j'avais situé une partie de ces espèces (26) dans les eaux du delta. De façon assez schématique, les biotopes de Camargue avaient alors été divisés en 2 catégories principales : la première renfermait les eaux introduites pour les cultures irriguées (canaux d'apport d'eau douce, rizières et roubines d'écoulage), la seconde les marais temporaires et les marais permanents. Ce n'était là qu'une première estimation assez grossière qu'il importe de reprendre plus en détail. Il convient en effet de séparer les eaux homoiohalines des eaux poikilohalines et d'envisager successivement les subdivisions de ces eaux et d'examiner les diverses

---

(1) Contrairement à une toute récente affirmation de D. Jarry et D. Vidal (Vie et Milieu, 1960, 2, page 274) je n'ai jamais mentionné Coenagrion scitulum de Camargue.

espèces d'Odonates qui s'y rattachent. Afin d'être plus précis, il nous paraît également indispensable de séparer les larves des imagos.

a) LES LARVES D'ODONATES DES EAUX HOMOIOHALINES

Ces milieux aquatiques de Camargue, relativement peu importante par leur superficie, sont cependant primordiaux pour la faune odonatologique ; les larves de 15 espèces s'y rencontrent régulièrement : Calopteryx splendens caprai, Lestes sponsa, Platycnemis latipes et acutipennis, Ischnura elegans, Coenagrion pulchellum et lindeni, Erythromma viridulum ; Brachytron pratense, Aeschna affinis, Anax parthenope, Gomphus pulchellus, Libellula fulva et quadrimaculata, Orthetrum cancellatum.

La caractéristique des eaux homoiohalines, est leur grande stabilité: tous les ans la faune de larves d'Odonates y sera identique à elle-même, tant quantitativement que qualitativement. Il m'a donc paru intéressant de choisir un des Zygoptères les plus représentatifs de ce milieu pour l'étudier de manière trés approfondie.

b) LES LARVES DES EAUX SUBPOIKILOHALINES ET POIKILOHALINES

Les larves de toutes les autres espèces d'Odonates ont été trouvées dans des eaux ayant une certaine teneur en chlorures, donc dans des eaux "poikilohalines" au sens de Dahl. On observe, suivant les variations de la chlorinité, une succession d'espèces qu'il est intéressant de suivre : aussi, nous examinerons successivement quelles sont les larves que nous rencontrons dans les rizières (eau subpoikilohaline-oligosaumâtre de ma classification), puis celles que nous observons dans les eaux oligosaumâtre-oligopoikilohalines temporaires et permanentes, et nous terminerons par les espèces qui habitent les eaux oligosaumâtres-mesopoikilohalines. Je n'ai jamais récolté de larves d'Odonates dans des eaux qui titraient plus de 16 g./l. Notons tout de suite les exceptions concernant les larves de Lestes macrostigma et d'Ischnura elegans : ces larves demandant moins d'un an pour effectuer leur développement complet de l'oeuf à l'imago peuvent se rencontrer dans des eaux qui, au cours de leur cycle annuel, atteignent des concentrations supérieures à 16 grammes. Ce fut le cas aux Relongues en 1955 où les larves de ces 2 Zygoptères étaient abondantes et donnèrent les imagos avant que la chlorinité ne se soit élevée au-dessus de cette valeur. Ces deux espèces sont donc capables d'exploiter, grâce à la rapidité de leur développement, les parties du cycle annuel de certains marais dont la chlorinité n'est favorable que pendant peu de mois au développement de larves d'Odonates.

- Les larves des rizières

Les espèces qui se rencontrent dans ces biotopes entièrement artificiels et créés de toutes pièces par l'homme, ont des exigences écologiques trés particulières. Il nous parait toutefois indispensable de schématiser auparavant un cycle annuel "normal" des Libellules, afin de mieux mettre en évidence les particularités du peuplement de ce milieu.

Une femelle, accompagnée ou non par le mâle, pond durant la période de vol de l'espèce un certain nombre d'oeufs ; ceux-ci peuvent soit éclore rapidement, c'est-à-dire moins d'un mois après la ponte, soit éclore longtemps aprés la ponte, environ 8 ou 9 mois aprés celle-ci. Le premier cas est de beaucoup le plus fréquent, le second ne se rencontrant que chez les représentants du genre Lestes, ainsi que chez quelques Anisoptères tels que Aeschna mixta ou Sympetrum danae. Lorsque l'éclosion des oeufs est rapide, la durée du développement larvaire est généralement longue et est le plus souvent comprise entre un an au minimum et 3 ou 4 ans au maximum. Lorsqu'il s'écoule plusieurs mois entre la ponte et l'éclosion des oeufs, la durée du développement larvaire est généralement trés courte et réduite à 2 - 4 mois, chez les Lestes et Sympetrum notamment. Nous pouvons donc schématiser, en fonction des mois de l'année, les deux cas de développement larvaire des Odonates .

Nous voyons donc par ce tableau que c'est principalement en hiver et au printemps que nous trouvons les larves de Libellules : durant l'été nous ne rencontrons en principe que les larves des espèces qui demandent plus d'un an pour achever leur développement larvaire. Or les rizières ne sont en eau que pendant les 6 mois les plus chauds de l'année, de avril-mai à octobre, donc à un moment où, en principe, il n'y a pas de larves d'Odonates : cependant, certaines espèces peuvent effectuer leur développement larvaire de manière différente et leurs larves demander moins d'un an pour donner l'imago, bien que l'éclosion des oeufs aprés la ponte soit rapide (6-8 jours pour Sympetrum fonscolonbei, 10-13 pour Crocothemis erythraea et 15-23 pour les Ischnura, à des températures comprises entre 18 et 22 ° C.)

Avant d'être mises en eau, les rizières sont soumises à de nombreuses façons culturales et ressemblent à n'importe quel terrain labouré. Aussi, lors de la submersion, il n'y a aucune larve d'Odonate qui y soit vivante ni aucune végétation qui puisse abriter les oeufs des espèces à éclosion tardive. Nous avons donc pour les rizières un cas de peuplement d'un milieu neuf, qui se répète chaque année.

Il y a 3 conditions impératives qui doivent être remplies pour que des oeufs pondus dans ce milieu donnent naissance à des imagos : la première c'est que la ponte ait lieu tôt dans la saison, pratiquement en même temps ou presque que la mise en eau des rizières (avril-mai). La seconde est que les oeufs pondus éclosent rapidement et la troisième que, pendant les 4 ou 5 mois que dure encore la submersion des rizières, les larves aient le temps d'atteindre leur dernier stade et de donner naissance à l'imago. Ce milieu se présente donc comme un "intermédiaire écologique" favorable seulement à quelques rares espèces qui ont alors deux périodes de vol distinctes, l'une tôt au printemps, l'autre tardive en fin d'été - début d'automne. Un schéma me parait bien traduire la place occupée par les rizières pour les espèces qui en sont bénéficiaires.

Les espèces bénéficiaires des rizières sont les suivantes : Ischnura elegans et pumilio, Crocothemis erythraea et Sympetrum fonscolombei.

Il n'est pas rare cependant de trouver dans ces milieux les larves

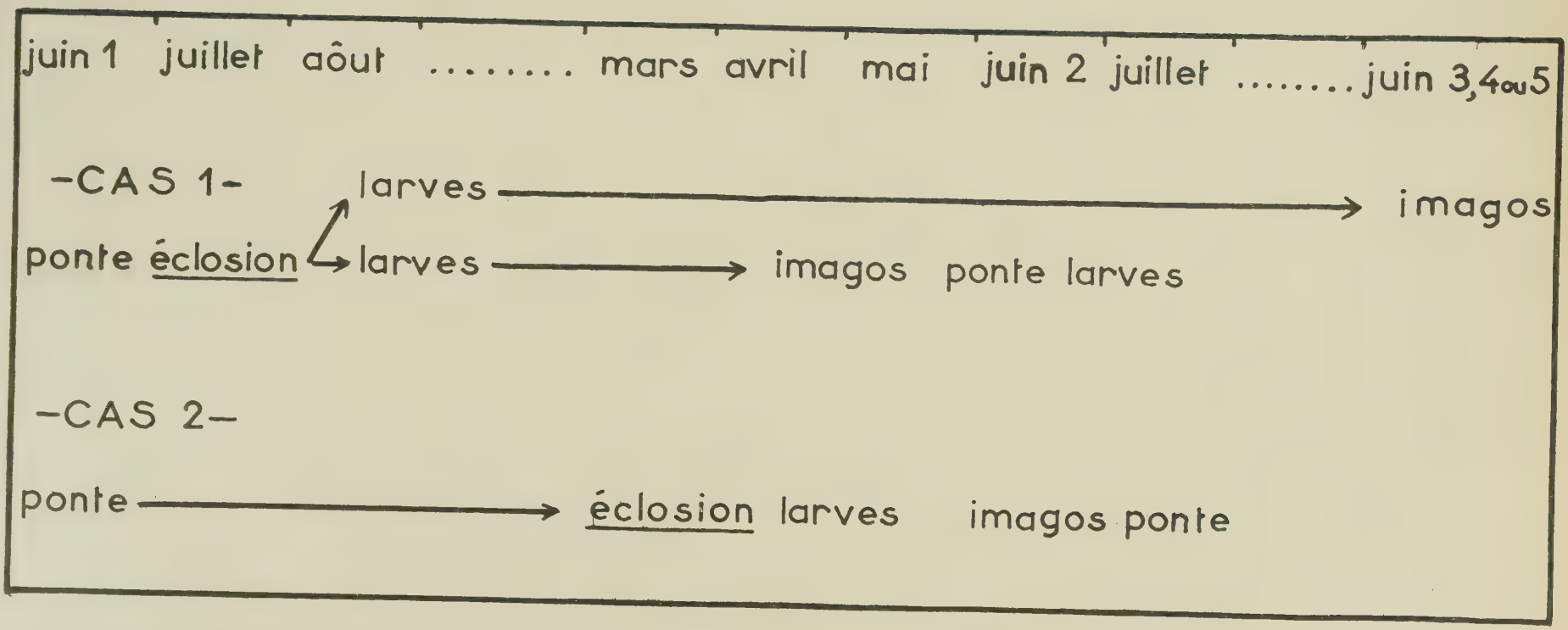


Fig. 9 - SCHEMATISATION DES DEUX CAS DE DEVELOPPEMENT CHEZ LES ODONATES

d'autres espèces telles que Orthetrum cancellatum et Anax parthenope. J'ai même constaté l'éclosion d'imagos de ces 2 espèces dans les rizières, bien que leur développement larvaire demande plus d'un an : l'explication de ce fait me semble être que leurs larves sont présentes dans les canaux d'apport d'eau douce et qu'elles sont introduites en même temps que ces eaux dans les rizières.

Il est un dernier point qu'il faut mentionner au sujet des larves vivant dans les rizières : c'est le nombre trés élevé d'entre elles qui meurent, sans donner naissance à des imagos. Ceci est valable non seulement pour Orthetrum cancellatum et Anax parthenope, dont les larves introduites jeunes n'ont pas le temps d'achever leur croissance avant le dessèchement des rizières, mais encore pour celles des Ischnura, des Crocothemis et des Sympetrum. Les imagos de ces espèces pondent encore dans les rizières en juillet-août des oeufs qui éclosent trés rapidement mais dont le développement larvaire complet n'a pas le temps de s'effectuer avant octobre. J'ai pu ainsi fréquemment noter, en novembre et décembre, dans des empreintes laissées par des tracteurs, empreintes qui restent en eau un peu plus longuement, plus de 100 larves à des stades variés d'Ischnura elegans par mètre carré, et de 15 à 20 de Crocothemis erythraea et de Sympetrum fonscolombei par mètre carré, à des stades variés également. En outre, en décembre 1957, j'ai récolté deux jeunes larves d'Orthetrum cancellatum, en compagnie de 8 autres de la même espèce au dernier stade, dans une rizière de la Tour du Valat. Tous les emplacements où j'avais noté ces larves étaient entièrement à sec un mois plus tard et certains d'entre eux étaient déjà labourés. Ce simple fait qui peut paraitre sans importance, en a en réalité une considérable dans une région où les variations climatiques peuvent avoir une grande amplitude : les dates de remise en eau des marais dépendent presque uniquement des dates des pluies d'automne. Si la remise en eau est tardive, fin novembre ou début décembre comme cela s'est produit en 1957 et 1958, les imagos de la deuxième génération qui volent tardivement ne peuvent pondre que dans les rizières qui ne sont pas encore asséchéés ou dans les marais dont le niveau est maintenu artificiellement par les écoulages des eaux de collature des rizières mais où la salinité est souvent élevée à cette époque de l'année. Lorsque les pontes éclosent, ce qui ne survient que lorsque la salinité est faible-donc dans les rizières- les larves qui naissent n'ont pas la possibilité d'achever leur développement. Il y a alors, dans les marais remis tardivement en eau, un "vide écologique" puisque les larves de ces espèces d'Odonates font totalement défaut. Le résultat final est qu'au printemps suivant, au moment où les imagos devraient éclore en masse dans les marais temporaires, il n'y a pas de naissance et le nombre total des imagos de ces espèces est de beaucoup inférieur à celui des années où les pluies d'automne sont précoces : ainsi, aprés les pluies précoces de 1956, j'avais compté en 1957, sur un trajet fixe, de 100 mètres environ , 138 mâles de Sympetrum fonscolombei et 163 femelles de cette espèce, tandis que les Crocothemis erythraea étaient représentés par 191 mâles et 265 femelles (période du 15 mai au 15 juin 1957, dans l'allée sud de la Tour du Valat). Sur ce même trajet, en 1958, alors que les pluies d'automne en 1957 furent tardives, j'ai compté entre le 19 mai et le 19 juin 1 mâle et 3 femelles de S. fonscolombei et 9 ♂ et 13 ♀ de Cr. erythraea. Ce petit nombre d'individus au printemps a une influence qui se répercute ensuite durant tout le reste de l'année, les pontes dans les rizières étant bien entendu moins nombreuses : les effectifs de la seconde génération seront donc également plus réduits.

- Les larves des eaux oligosaumâtres-oligopoikilohalines

La superficie occupée par les eaux de cette catégorie (eaux temporaires ou permanentes) est assez importante : quelques marais situés à proximité des canaux d'apport d'eau douce deviennent permanents et restent d'une salinité peu élevée tandis que d'autres, les plus nombreux, éloignés de toute collection d'eau, s'assèchent plus ou moins rapidement au printemps, suivant leur étendue et leur profondeur ; leur chlorinité reste également toujours faible, inférieure à 5 gr./l/

Les espèces les plus régulières de ces marais sont : Ischnura elegans et pumilio, Erythromma viridulum, Lestes barbarus et macrostigma, Sympecma fusca ; Aeschna mixta, Anaciaeschna isosceles, Libellula fulva et quadrimaculata, Orthetrum cancellatum, Sympetrum sanguineum, striolatum, meridionale et fonscolombei, Crocothemis erythraea.

Suivant la permanence des eaux de ces marais, le peuplement en larves d'Odonates sera différent : ceci s'expl ique par les différences dans les exigences écologiques des diverses espèces. Les Lestes pondent des oeufs qui hivernent sous cette forme pour n'éclore qu'en mars, et la durée du développement larvaire est alors trés brève, de 8 à 10 semaines environ, ce qui lui permet de s'effectuer dans des marais qui s'assèchent tôt au printemps. Cependant il est relativement fréquent (1957 et 1958) que les petites dépressions soient à sec avant que les larves aient le temps d'achever leur développement et de donner naissance aux imagos. Ce facteur limite certaines années, de manière considérable, le nombre des représentants de ce genre.

Si nous considérons en outre que la ponte des L. barbarus et L. macrostigma n'a pas lieu dans les tiges de plantes submergées, ce qui est le cas le plus fréquent chez les Zygoptères, mais bien sur des tiges émergées, nous comprenons aisément que ces espèces trouvent dans les marais temporaires un milieu de prédilection, et ceci d'autant plus qu'ils n'y ont pas de concurrents, car il n'y a pas d'autres Odonates qui ont les mêmes conditions de vie. Cependant, il existe d'autres espèces de Libellules de Camargue dont les oeufs n'éclosent pas immédiatement aprés la ponte (Sympetrum et A. mixta principalement) et qui pourraient donc trouver dans ces marais des conditions de vie favorables : toutefois il est indispensable pour les Libellulidae, qu'il y ait une surface d'eau libre ou de vase fluide pour que les femelles puissent y pondre, et pour les Aeschnidae, il faut soit des tiges flottantes soit de la vase humide. Il y a donc, dans le mode de ponte et dans le fait que les oeufs sont ou non protégés après leur ponte, une différence biologique importante.

Il est possible cependant de rencontrer dans les marais trés temporaires des larves des 2 espèces d'Ischnura : ceci survient lorsque la remise en eau de ces marais a lieu de bonne heure en automne (septembre) et que les imagos de ces espèces, éclos des rizières, volent encore.

Les marais oligosaumâtres-oligopoikilohalins temporaires sont donc encore un milieu trés particulier et dont le peuplement en larves est fonction, chaque année, des conditions climatologiques.

Dans les marais de même salinité, qui ne diffèrent des précédents que

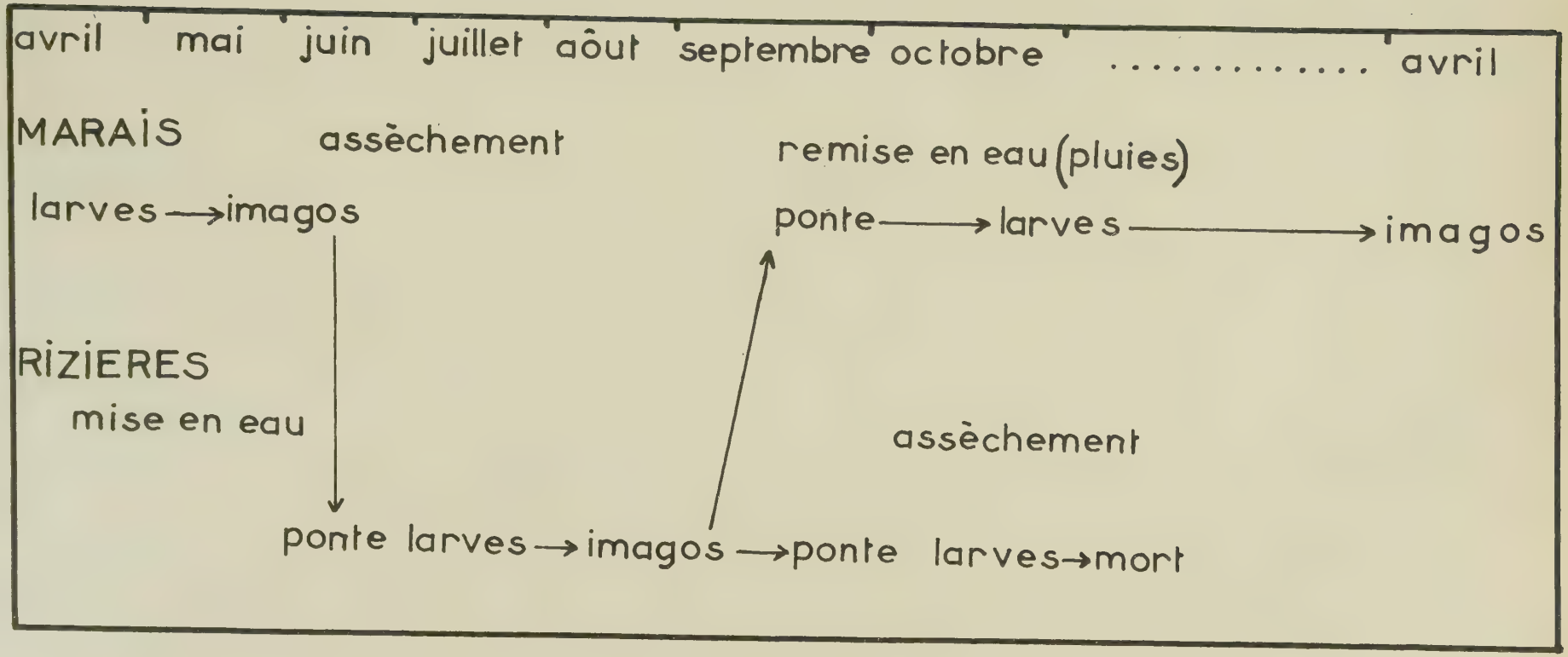


Fig. 10 - IMPORTANCE DES RIZIERES COMME BIOTOPE POUR LES LARVES DE CERTAINES ESPECES D'ODONATES

r. eau = remise en eau

a.précoce et a.tardif = assèchement précoce ou tardif

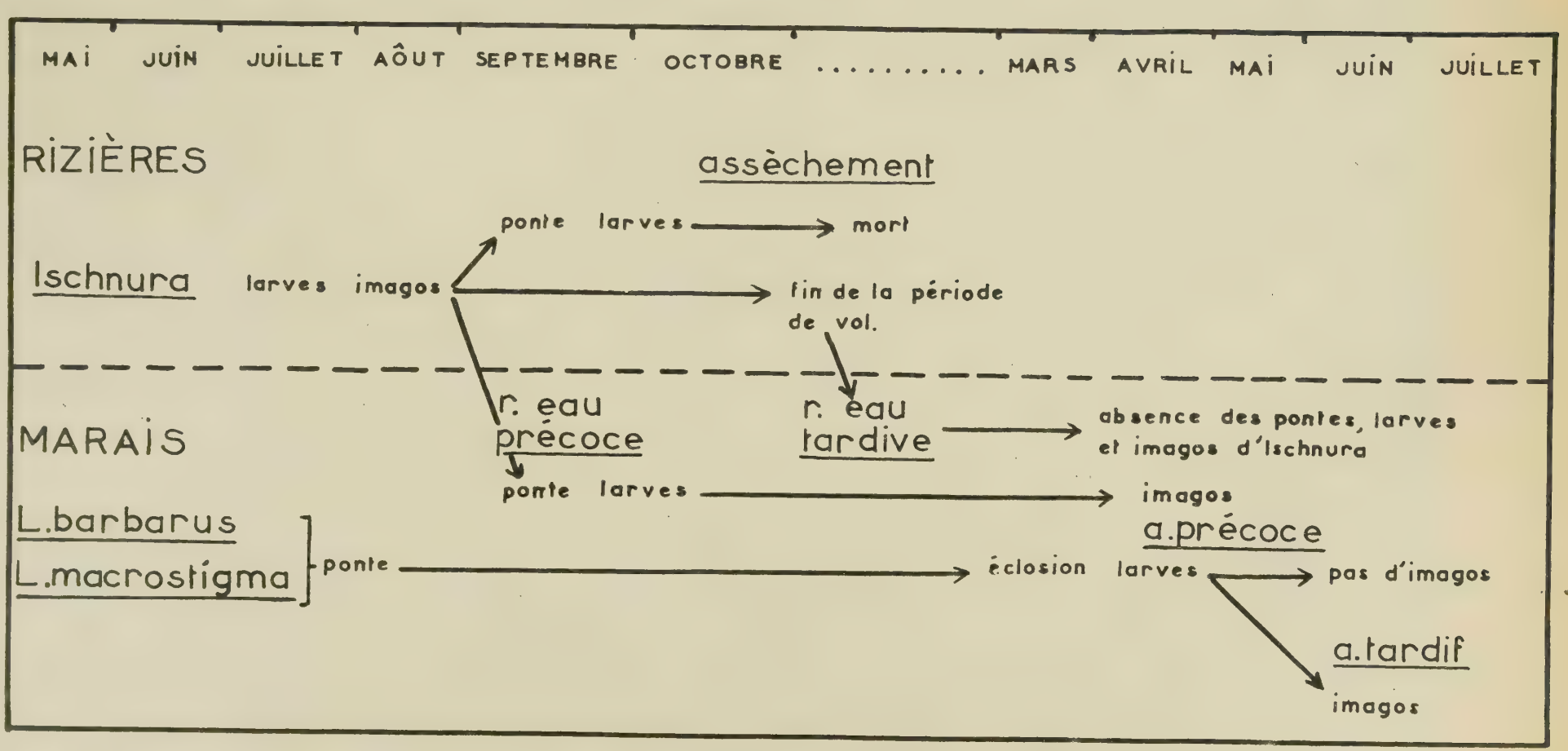


Fig. 11 - INFLUENCE DE LA PRECOCITE DES PLUIES ET DE L'ASSECHEMENT SUR LA FAUNE DES ODONATES DES MARAIS OLIGOSAUMATRES-OLIGOPOIKILOHALINS TEMPORAIRES.

par la permanence de leurs eaux, le peuplement en larves d'Odonates est au contraire régulier et constant, tant en nombre qu'en qualités : ce sont surtout ces milieux qui fournissent, avec les roubines d'eaux homoïohalines, la grande majorité des contingents des espèces suivantes : S. fusca, E. viridulum, B. pratense, A. isosceles, A. mixta, L. quadrimaculata, L. fulva, O. cancellatum, S. striolatum, S. sanguineum, S. meridionale. On y trouve également, mais en nombre moindre : Ischnura elegans et pumilio, Coenagrion pulchellum, Crocothemis erythraea et Sympetrum fonscolombei.

- Les larves des eaux oligosaumâtres-mesopoikilohalines

Trois espèces seulement se rencontrent régulièrement dans les marais dont la salinité moyenne, au cours de l'année, est inférieure à 5 grammes/litre, mais dont le maximum se trouve entre 5 et 16 g./l/ Ce sont : Ischnura elegans, Lestes macrostigma et Aeschna mixta. De ces espèces, L. macrostigma est la seule qui se trouve dans les eaux temporaires de cette catégorie, tandis que les deux autres ne se trouvent que dans les eaux permanentes.

Un point important doit toutefois être mentionné ici : il est difficile de donner des noms de lieux aux marais où se rencontrent régulièrement les espèces citées. Ceci tient au fait, exposé dans le chapitre consacré au milieu camarguais, que chaque année, chaque marais a une physionomie différente, en relation avec les dates et les quantités de pluie. Ainsi, la Baisse Salée de le Tour du Valat ne s'est pas asséchée durant l'été 1956 et sa chlorinité totale n'a pas dépassé 5 g./l/ Aussi, les pontes de quelques espèces (Erythromma viridulum, Ischnura pumilio, Orthetrum cancellatum et Anax parthenope) ont-elles éclos normalement cette année là et donné une abondance exceptionnelle d'imagos en 1957. Il en est encore de même au St. Seren, pour cette même période : j'ai pu suivre dans ce marais une partie importante des éclosions d'Erythromma viridulum et compter chaque jour les exuvies récoltées sur 2 piquets :

date	exuvies mâles	exuvies femelles
18 juin 1957	38	61
19 juin	21	31
20 juin	29	24
21 juin	13	18
22 juin	2	3
23 juin	5	8
24 juin	4	2
25 juin	5	4
26 juin	0	0
27 juin	3	1
Total des exuvies récoltés	119	152

1957 C'est la seule année où j'ai pu noter ces espèces dans les deux marais du St. Seren et de la Baisse Salée.

o

o o

Les exigences larvaires sont, par ailleurs, différentes avec la latitude et nos conclusions ne sont valables que pour la Camargue.

En Angleterre, les larves de Pyrrhosoma nymphula se trouvent dans les marais, les étangs, les lacs, les canaux et les ruisseaux (Gardner 1954) ainsi que dans les eaux saumâtres (Longfield 1949) Cette espèce n'existe pas en Camargue où bon nombre de ces milieux se rencontrent : je l'ai capturée souvent dans la région méditerranéenne, mais toujours aux bords d'eaux claires et limpides de rivières telles que le Gardon (Gard) ou la Massane (Pyr. Or.). Elle existe également au Maroc (Aguesse et Pruja, 1958), mais uniquement dans les rivières d'altitude et notamment à Ifrane.

Les exigences écologiques de certaines espèces paraissent donc varier suivant les populations, sans qu'il y ait de modifications morphologiques concomitantes.

c) LES IMAGOS LEUR REPARTITION EN CAMARGUE

Si les Zygoptères, dans leur grande majorité, ne s'éloignent que peu des eaux où vivent leurs larves, les Anisoptères, par contre, s'en éloignent bien davantage. Aussi situerai-je les imagos, non pas par rapport aux eaux du delta, mais par rapport au "spectre écologique de la Camargue" : il m'a paru en effet indispensable de diviser en 6 parties les divers milieux camarguais.

1 : les rizières
2 : roubines et couverts arborescents de bordure
3 : les prairies artificielles
4 : le thérobrachipodion
5 : le salicornietum fruticosae
6 : l'arthrocnemetum glauci.

Les rizières, pour les imagos comme pour les larves, constituent un milieu bien défini sur lequel il n'est pas utile de s'attarder davantage. Par "roubines et couverts arborescents", il faut entendre les canaux d'apport d'eau douce et leurs rives, généralement colonisées par les Cornus sanguinea, les peupliers et les ormeaux. Les peuplements de Juncus maritimus et de Phragmites communis, plus rarement de Typha sp., qui croissent fréquemment dans ces régions, augmentent souvent la densité du couvert. Les "prairies artificielles", la troisième partie de notre spectre, sont, comme les 2 précédents, des milieux qui résultent de la présence et de l'intervention de l'homme : leur superficie est réduite en Camargue, mais leur présence est importante d'abord parcequ'ils sont le plus souvent à proximité des habitations, ensuite parcequ'ils sont fréquemment, dans leurs parties basses, inondés et enfin parcequ'ils sont entourés par les couverts arborescents. La faune des Diptères y est trés abondante et les Odonates y sont nombreux, d'une part à cause de la présence d'une nourriture importante, d'autre part parceque ce biotope est bien abrité des vents, souvent violents en Camargue.

Le thérobrachipodion fait la transition entre les milieux naturels et artificiels de la Camargue : cette association végétale, la moins halophile, se trouve sur les terres hautes qui furent autrefois en culture ; pour ces raisons, nous n'y rencontrons pas de baisses, ni temporaires ni permanentes. Dans le salicornietum, par contre, existent de petites dépressions,

aux eaux temporaires et peu salées telles que les Cerisières. Au milieu des grandes superficies occupées par le salicornietum et par l'arthrocnementum (le milieu le plus halophile, à la végétation souvent rase et même absente par plaques) se trouvent aussi les grands marais. Ainsi, notre spectre écologique de la Camargue comprend simultanément les sols et leurs végétation ainsi que les diverses eaux et leur végétation. C'est dans ces subdivisions que nous croyons intéressant de placer les imagos d'Odonates, en tenant compte de leur maturité, car toutes les espèces n'ont pas les mêmes exigences écologiques au cours des diverses périodes de leur vie.

- Répartition des Zygoptères

Les 15 espèces actuellement recensées dans le delta du Rhône peuvent se répartir en 4 groupes d'importance numérique différente.

1) Les espèces qui ne sont trouvées qu'à l'état d'imagos, immatures et matures, aux bords du Rhône, sans que les larves aient pu être rencontrées dans le delta.

2) Les espèces dont seuls quelques rares individus matures ont été observés en Camargue.

3) Les espèces dont les immatures fréquentent un biotope donné tandis que les matures en fréquentent un autre.

4) Les espèces dont les immatures et les matures vivent dans les mêmes milieux.

Dans les deux derniers cas, les larves des espèces envisagées ont été trouvées en Camargue.

Les deux premiers groupes ne sont représentés que par une espèce chacun, tandis que le troisième en comprend 3 et que le dernier inclut toutes les autres (10 espèces).

1) L'espèce qui ne fut trouvée qu'à l'état d'imago (1 mature et 1 immature, tous les 2 femelles), aux bords du Rhône le 11 juin 1958, est Platycnemis pennipes, espèce cependant banale dans toute l'Europe. On peut donc, actuellement, la considérer comme tout à fait accidentelle en Camargue.

2) Peu d'individus de l'espèce de ce second groupe furent observés mais tous sans exception étaient mâtures. Le Lestes viridis, en outre, fut capturé en 1956, 1957 et 1958. Il n'y a qu'en 1955 que je n'avais pas vu de spécimens de cette espèce ; dans les captures des 3 autres années on note autant de mâles que de femelles. C'est une espèce rare en Camargue et qui ne fréquente que les couverts arborescents.

3) Les 3 espèces de ce groupe (Sympecma fusca, Erythromma viridulum et Coenagrion lindeni) sont diversemment abondantes : les 2 premières citées sont communes, tandis que la troisième ne se trouve le plus souvent qu'en petit nombre et ses effectifs sont excessivement variables d'une année à une autre.

Sympecma fusca, seul Zygoptère européen à hiverner à l'état d'imago, vit, lorsqu'il est immature, surtout aux bords des roubines et des couverts

arborescents, ainsi que, à un moindre degré, aux bords des rizières. Lorsqu'ils sont matures, les individus de cette espèce se rencontrent un peu partout dans la sansouire, et surtout dans le salicornietum fruticosae, au bord des marais où pondent les femelles. Chez les deux autres espèces, les individus immatures fréquentent également les roubines où vivent presque exclusivement leurs larves et les matures vivent sur les marais situés en pleine sansouire. Pour Erythromma viridulum j'ai fréquemment observé des couples qui pondaient dans ces étangs, mais je n'ai trouvé les larves qu'une seule année, en 1956-1957, lorsque la salinité est restée inférieure à 5 g./l. Lors des éclosions des imagos de cette espèce, en 1957, les individus immatures, comme le font ceux de Sympecma fusca, ont pris leur envol et se sont laissés déporter par le vent pour gagner un couvert arborescent. Il est fréquent de noter le passage de ces 2 espèces, à une certaine altitude, voletant contre le vent mais déportées par lui ; ceci s'observe lorsqu'on est éloigné simultanément des marais et couverts arborescents : il serait intéressant de déterminer par marquage si, lors des éclosions des imagos des roubines, il n'y a pas de déplacement de population. Comme, cependant, j'ai observé les "vols" face au vent chaque année, il me parait probable que de tels déplacements ont lieu et qu'au bord des roubines on ne trouve pas les immatures qui y sont nés, mais ceux qui sont nés dans d'autres canaux ou roubines situés à une certaine distance.

L'altitude des vols n'est pas trés importante et se situe en moyenne à une dizaine de mètres du sol.

4) Chez les 10 autres espèces, les individus immatures et matures fréquentent les mêmes biotopes : c'est du moins ce qu'il est possible de conclure des observations directes lorsqu'on n'effectue pas de marquage des individus. En effet, en capturant un certain nombre de specimens en un milieu donné, on trouve, durant la première moitié de la période de vol, un mélange, en proportions variables, d'individus matures et immatures. Dans le cas précédent, on trouvait pour certains biotopes presque exclusivement des immatures tandis que pour d'autres on ne trouvait pratiquement que des matures : ainsi, le long de l'Aube de Bouic, le 28 juin 1958, 40 mâles et 21 femelles d'Erythromma viridulum, comptés sur 25 mètres carrés, étaient immatures pour 1 mâle et 2 femelles matures. Au St. Seren par contre, le 3 juillet 1957, les 39 mâles et les 7 femelles comptés sur une même surface étaient tous matures, sans aucune exception. Si nous considérons au contraire les captures de la première moitié de la période de vol de Platycnemis acutipennis, nous voyons une très forte proportion d'immatures par rapport aux matures :

	mâles		femelles	
date	matures	immatures	matures	immatures
23 mai 1958	3	8	4	18
27 mai	8	27	5	27
31 mai	7	28	6	23
2 juin	11	34	6	31
4 juin	13	25	6	17
6 juin	21	20	4	19
9 juin	34	13	28	16
11 juin	12	5	11	3
13 juin	17	6	19	8

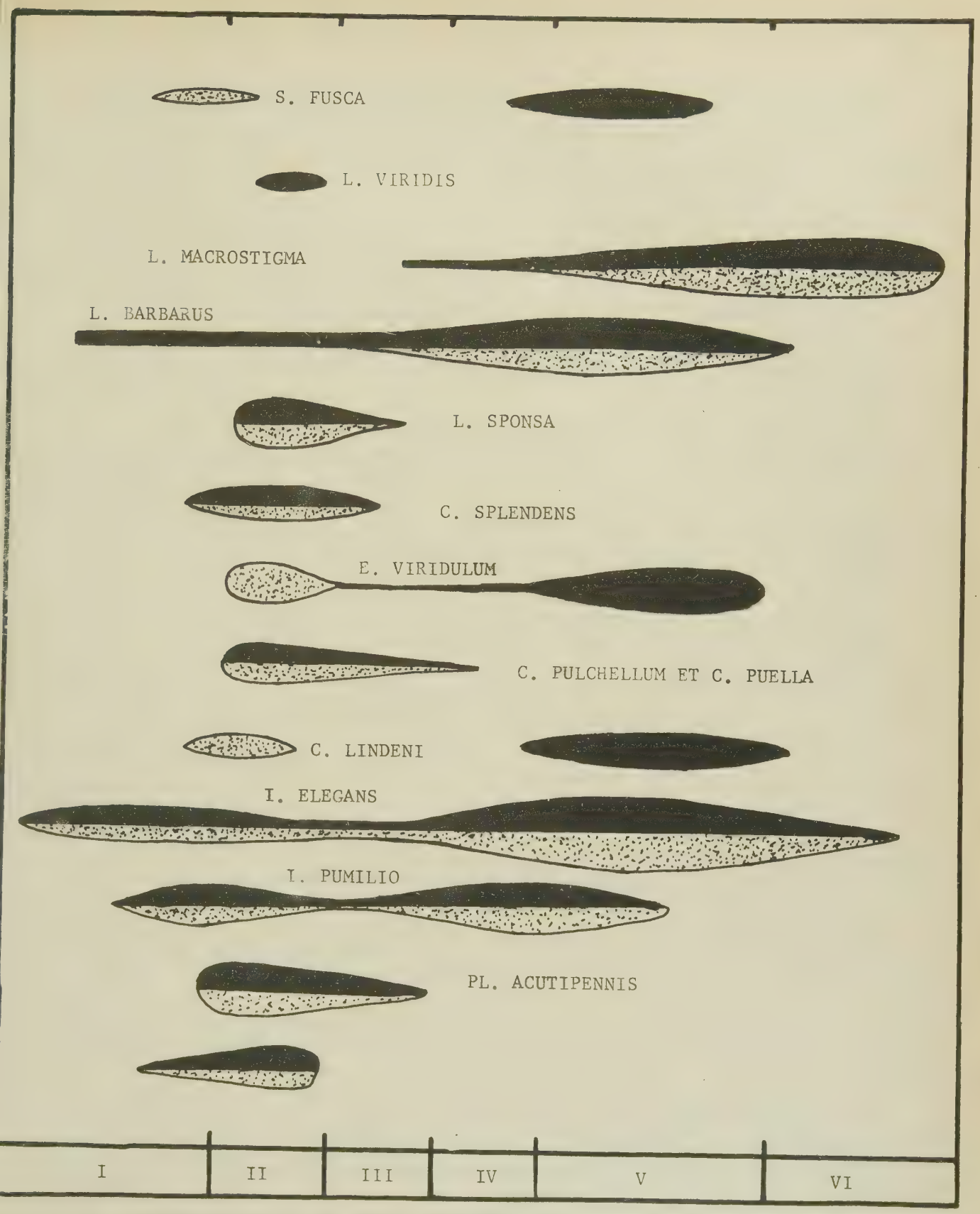


Fig. 12 - REPARTITION DES IMAGOS DE ZYGOPTERES SUIVANT LE "SPECTRE ECOLOGIQUE" DU DELTA. EN POINTILLE, LES IMMATURES ET EN NOIR LES MATURES. EXPLICATIONS DETAILLEES DANS LE TEXTE.

Donc, sur un même biotope, les individus matures remplacent progressivement les immatures, lesquels décroissent en nombre au fur et à mesure, qu'avance la période de vol ; rien de semblable n'existait dans le cas précédent où un biotope occupé par les immatures se trouvait dépourvu d'individus de cette espèce dès qu'ils avaient atteint leur maturité.

Il nous sera cependant possible de montrer, par les résultats du marquage de nombreux individus de Platycnemis acutipennis, que les immatures émigrent probablement dans une proportion importante, puisque les reprises des individus marqués immatures sont considérablement plus rares que celles des individus marqués matures (9,6 % de reprises pour les immatures, 39,3 % pour les matures, donc "disparition" beaucoup plus forte des premiers). Toutefois, ces immatures marqués qui ont disparu n'ont jamais pû être retrouvés ni en d'autres parties du même milieu, ni dans d'autres biotopes.

Les 10 espèces pour lesquelles nous notons des faits semblables sont : Calopteryx splendens caprai qui habite uniquement les berges des roubines et canaux où vivent les larves,

Lestes barbarus dont les imagos se répandent, quelque soit leur âge dans tous les biotopes de Camargue, et s'éloignent donc de leurs marais d'origine (j'ai repris un individu marqué à 2 km du marais où il avait éclos). Cette espèce sera étudiée en détail par la suite.

Lestes macrostigma dont les imagos ne quittent guère les régions "naturelles" du delta et ne s'éloignent qu'assez peu de leurs lieux d'éclosion.

Lestes sponsa qui vit, dans cette région méditerranéenne qui constitue l'extrême limite sud de sa répartition, à l'abri des couverts arborescents, jusqu'où L. barbarus vient parfois lui faire concurrence.

Coenagrion pulchellum et C. puella qui ne s'éloignent jamais des couverts arborescents ni de leurs lieux d'éclosion (canaux et roubines d'eau homoiohaline).

Ischnura elegans qui est répandu partout en Camargue en trés grande abondance, tant sous forme de larves que sous forme d'imagos. Les populations en sont tellement abordantes dans tous les biotopes que le marquage de plus de 1.000 individus (1957) ne m'a pas fourni une seule reprise.

Ischnura pumilio, en nombre beaucoup plus réduit que l'espèce précédente et dont les imagos se trouvent dans des milieux trés divers, depuis les rizières jusqu'aux marais des sansouires.

Platycnemis acutipennis et Pl. latipes qui ne quittent pas le bord des roubines où vivent leurs larves. La première des 2 sera étudiée plus loin en détail.

Un tableau résume ces répartitions des imagos de Zygoptères par rapport au spectre écologique de la Camargue, tableau dans lequel les individus immatures sont représentés par des pointillés, tandis que les matures sont en noir. Les surfaces schématisent l'abondance relative des espèces.

- Répartition des Anisoptères

Il n'existe pas, chez les Anisoptères, d'espèce dont je n'aie rencontré des individus immatures et matures qu'au bord du Rhône. Par contre, les 3 catégories suivantes, envisagées pour les imagos de Zygoptères, se trouvent également chez les Anisoptères.

1) Pas de représentants chez les Anisoptères

2) Quatre espèces furent trouvées en Camargue sous forme d'individus matures exclusivement ; elles ne furent toujours observées qu'en petit nombre. Ce sont :

Anax imperator
Hemianax ephippiger
Gomphus simillimus
Orthetrum coerulescens

La première de ces espèces fut trouvée le 10 Août 1955 dans un filet destiné à capturer des oiseaux, filet placé aux environs même du laboratoire. Cette capture est la seule pour cette espèce en Camargue.

Les spécimens d'Hemianax ephippiger, quant à eux, furent capturés ou observés de 1952 à 1958, soit sous des couverts arborescents (1 mâle le 12 mai 1958) soit en pleine sansouire (mâles et femelles à diverses dates en mai et juin 1958).

Un seul couple de Gomphus simillimus fut observé et capturé le 12 juin 1958, dans une allée de tamaris. Rappelons à ce sujet que c'est seulement en 1957 que j'ai observé pour la première fois en Camargue des représentants de la famille des Gomphidae (Gomphus pulchellus) mais que les individus de cette espèce étaient soit matures soit immatures (Aguesse, 1959). Pour cette seconde espèce de la famille, je n'ai encore trouvé que ces 2 spécimens matures, bien que d'autres, matures également, aient été capturés par L. Bigot en 1958 tout à fait en bordure de laCamargue, à la bifurcation des 2 Rhônes.

En 1957, une seule femelle mature d'Orthetrum coerulescens fut capturée et aucun autre individu appartenant à cette espèce ne put être observé durant cette année : ce spécimen fut capturé en pleine sansouire, le 2 juillet 1957. En 1958, je n'ai trouvé que 2 mâles de cette espèce, dont un seulement fut capturé, le 19 juillet. Ces 2 mâles se trouvaient dans la même allée de tamaris que le couple de Gomphus précédemment cité.

Ces 4 espèces doivent donc être actuellement considérées comme accidentelles dans le delta du Rhône.

3) Les 6 espèces appartenant à ce groupe, comme les 11 suivantes, effectuent certainement leur développement larvaire dans les milieux aquatiques de Camargue, bien que les larves de toutes ces espèces n'aient pas encore été trouvées : cependant, la présence simultanée des individus immatures et matures, qu'ils soient ou non dans les mêmes biotopes, me paraît prouver que ces espèces sont bien 'indigènes".

Les individus matures de trois Aeschnidae et 3 Libellulidae fréquentent des milieux différents de ceux colonisés par les immatures. Ce sont :

Aeschna affinis,
Aeschna mixta,
Anaciaeschna isosceles,
Libellula quadrimaculata,
Crocothemis erythraea,
Sympetrum meridionale.

Les spécimens immatures d'Aeschna affinis se rencontrent en grand nombre sous les couverts arborescents ou dans les prairies qu'ils encadrent. Lorsqu'ils sont sous les couverts arborescents, il n'est pas rare de pouvoir capturer des individus des 2 sexes, posés la tête en haut sous les branches des arbres ou arbustes. Dès qu'ils ont atteint leur maturité, les individus de cette espèce deviennent beaucoup plus rares, les femelles surtout : les mâles, quant à eux, se trouvent le plus souvent en train de voler au dessus de n'importe quel milieu terrestre, chassant sans fin les Diptères qu'ils dévorent sans se poser.

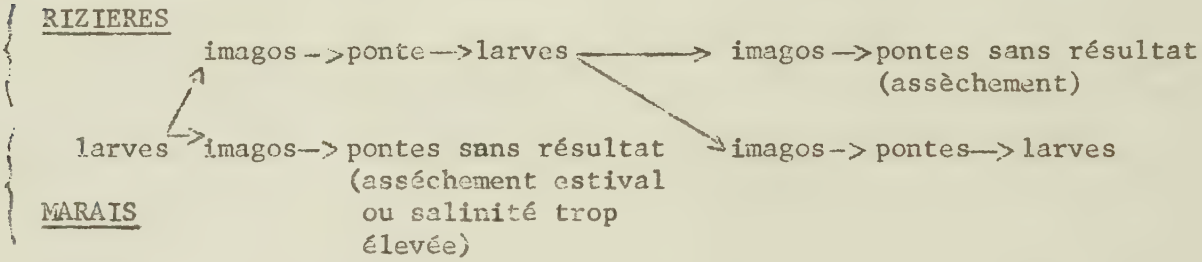
Les Aeschna mixta, qui apparaissent après les A. affinis, les remplacent comme immatures dans les couverts arborescents, où ils ont les mêmes moeurs. Dès qu'ils sont matures, les 2 sexes se déplacent beaucoup plus, mais se trouvent toujours en nombre sensiblement égal. Il est fréquent de rencontrer des individus de cette espèce jusqu'en bordure de mer et au dessus des étangs de concentration des salines de Faraman, alors que leurs larves ne vivent que dans les eaux peu salées. Le fait de n'avoir trouvé que des spécimens matures dans ces régions sursalées montre bien d'ailleurs que l'espèce ne s'y reproduit pas : toutefois, il y a des espèces d'Odonates où ce sont les immatures qui migrent plutôt que les matures, par exemple Erythromma viridulum chez les Zygoptères, Sympetrum meridionale chez les Anisoptères.

J'ai encore classé Anaciaeschna isosceles parmi les Aeschnidae dont les immatures colonisent un biotope tandis que les matures en colonisent d'autres : c'est ce qu'on observe le plus souvent en Camargue, bien que ce ne soit pas là une règle absolue. Il n'est pas rare, en certains emplacements, de rencontrer d'abord des spécimens immatures, puis des spécimens matures. C'est notamment ce qui s'observe dans l'allée sud de la Tour du Valat : ceci tient au fait que les imagos matures volent dans tous les faciès du delta, y compris ceux où se tenaient les immatures. Leur nombre est alors beaucoup plus réduit.

Comme les Aeschnidae précédentes, Libellula quadrimaculata (Libellulidae) colonise des biotopes différents suivant son degré de maturité : ceci s'explique d'ailleurs, pour l'ensemble des espèces citées, par le fait que les individus qui viennent de naitre s'éloignent de leurs lieux d'éclosion, vers lesquels ils reviennent ensuite pour s'accoupler et pour pondre. Le phénomène est massif chez certaines espèces tandis qu'il n'est que partiel chez d'autres, ce qui explique qu'il n'est pas possible de faire de différence dans les biotopes colonisés par les immatures puis par les matures. Il semble ainsi y avoir une succession qui n'est en réalité qu'apparente. Les larves de Libellula quadrimaculata vivant soit dans les eaux homoiohalines soit dans des eaux trés pauvres en sel (teneur inférieure

à 5 g./l) et permanentes ; on trouve les immatures loin de ces milieux, tandis que les matures y reviennent.

Il est plus délicat de schématiser les divers biotopes colonisés par les imagos de Crocothemis erythraea parceque le développement larvaire peut être différent suivant les conditions rencontrées : il est possible en effet de récolter des larves dans les rizières et en hiver dans des milieux poikilohalins naturels. Les éclosions seront donc réparties en 2 périodes bien distinctes : la première, de printemps, provient des larves qui ont hiverné aux derniers stades dans les milieux oligosaumâtres-oligopoikilohalins. Les individus immatures quittent ces milieux, mais une fraction seulement y retourne, les autres, une fois matures, colonisant les rizières qui donnent naissance à la seconde génération de l'espèce. Lors de cette seconde apparition des Crocothemis, les immatures quittent les rizières, auxquelles peu reviennent aprés avoir atteint leur maturité. Une fraction importante colonise alors les marais qui sont, à cette date souvent tardive, remis en eau par les pluies d'automne.



Ainsi, les déplacements d'individus, d'abord immatures puis matures, assurent la colonisation de milieux aquatiques qui ne le seraient pas sans eux.

Un des Sympetrum de Camargue, S. meridionale, présente des particularités encore différentes dans sa vie imaginale : j'avais considéré (Aguesse 1955) que cette espèce était rare en Camargue et que seuls les individus matures pouvaient s'y rencontrer, notamment par violent mistral. J'ai depuis constaté que cette espèce existe à l'état larvaire puis à l'état d'imagos immatures, avant de se trouver, rarement, sous forme d'individus matures. Les spécimens qui viennent d'éclore quittent ces lieux et se rassemblent à l'abri des tamaris, quel que soit le biotope où ces arbres se trouvent. Ces groupes restent ainsi 2,3 ou 4 jours, grossissant régulièrement, puis brusquement disparaissent. De nombreux individus marqués dans ces conditions ont en effet été revus ou repris, au même emplacement, les jours suivants, puis ont brusquement disparu. Il est alors difficile de retrouver en Camargue des spécimens de l'espèce jusqu'en septembre : ainsi, pendant 2 mois environ, il n'y a pratiquement plus de Sympetrum meridionale à la latitude de la Tour du Valat. Il est donc certain que ce Sympetrum migre ; de fait, je l'ai rencontré, souvent en grand nombre, soit en Costière du Gard, soit dans les Alpilles, durant ces mois où il fait défaut en Camargue. Je n'ai cependant jamais retrouvé

dans ces localités aucun des individus marqués en Camargue, mais le nombre des individus marqués (quelques centaines) est trop faible pour qu'il y ait quelques chances sérieuses de reprise à une trentaine de kilomètres. Ajoutons cependant que je n'ai jamais pu récolter une seule larve de S. meridionale dans les localités de la Costière du Gard ou des Alpilles où j'ai observé des individus encore immatures à la fin juin, puis matures en juillet. A la fin août-début septembre, les spécimens âgés sont présents en Camargue, mais en nombre assez restreint : ils colonisent alors les sansouires et, de façon générale, les biotopes situés à proximité des lieux de ponte (marais oligosaumâtres-oligopoikilohalins permanents)

4) Pour tous les autres Anisoptères de Camargue, j'ai trouvé simultanément ou successivement dans les mêmes milieux les individus immatures et matures : il n'est pas rare cependant que les immatures aient une répartition, dans le delta du Rhône, plus restreinte que celle des matures. Ainsi, les Anax parthenope sont-ils, aprés leur éclosion, groupés soit aux environs des rizières, soit à l'abri des couverts arborescents ou des tamaris de bordure des étangs ; les matures quant à eux, volent dans tous les milieux, mais il arrive d'en trouver de véritables concentrations au dessus des étendues presque sèches de certains marais (St. Seren, Baisse Salée, août-septembre 1958). Les femelles pondent en effet volontiers dans la vase encore humide de ces marais.

Quels sont donc les biotopes fréquentés de préférence par les diverses espèces d'Anisoptères de cette catégorie ?

Brachytron pratense se tient volontiers dans toutes les régions où il rencontre des abris (couverts arborescents, environs des habitations).

Anax parthenope : les imagos circulent au dessus de tous les milieux du spectre écologique, chassant de manière infatigable les petits Diptères qu'ils dévorent sans se poser.

Gomphus pulchellus : observée uniquement en 1957 et 1958, cette espèce se rencontre exclusivement dans les parties bien ensoleillées des bordures de canaux et de roubines.

Oxygastra curtisii : de nombreux individus de cette espèce, si facilement reconnaissable, ont été observés pour la première fois en 1958, dans les mêmes milieux que le G. pulchellus.

Libellula fulva fréquente essentiellement les bordures des eaux homoiohalines et ne semble guère s'en éloigner : en 1958, j'ai capturé sur un trajet déterminé et invariable entre le 13 mai et le 19 juin :

dates	mâles		femelles	
	matures	immatures	matures	immatures
13 mai 1958	-	1	-	-
14 mai	-	1	-	-
16 mai	-	5	-	4
19 mai	2	-	1	-
22 mai	3	5	8	1
24 mai	4	2	2	1
26 mai	-	1	-	-
28 mai	-	-	1	-

dates	mâles		femelles	
	matures	immatures	matures	immatures
30 mai	2	-	2	1
2 juin	5	-	1	1
4 juin	3	-	1	-
7 juin	-	1	1	2
12 juin	1	3	2	1
19 juin	1	-	-	-

Tous ces individus ont été marqués à la peinture, mais les résultats obtenus, en ce qui concerne les reprises, sont trop peu importants pour qu'il en soit fait état ici.

Orthetrum cancellatum : beaucoup plus abondante que la précédente, cette espèce colonise sensiblement les mêmes milieux, mais aprés Libellula fulva. Il est d'ailleurs permis de se demander dans quelle mesure l'Orthetrum ne chasse pas de certains milieux le Libellula, étant donné qu'il est fréquent d'observer la première en train de dévorer la seconde.

Comme pour Libellula fulva, les captures sur un trajet fixe donnent la certitude que les immatures et les matures fréquentent les mêmes biotopes :

dates	mâles		femelles	
	matures	immatures	matures	immatures
13 mai 1958	-	-	-	1
14 mai	--	-	-	2
17 mai	2	-	-	2
19 mai	-	1	2	1
22 mai	3	3	1	-
24 mai	1	3	2	2
26 mai	1	-	-	-
28 mai	-	2	-	3
30 mai	2	4	-	6
2 juin	2	10	-	6
4 juin	1	4	-	2
7 juin	3	10	-	7
12 juin	3	2	-	9
19 juin	2	6	1	-

On remarque que les femelles matures sont trés rares dans ce milieu (6 capturées entre le 13 mai et le 19 juin, pour 20 mâles matures et pour 41 femelles immatures et 45 mâles immatures).

Sympetrum depressiusculum se rencontre le plus souvent à l'abri des buissons de tamaris en particulier, quel que soit leur emplacement.

Sympetrum sanguineum se trouve également à l'abri des couverts arborescents et semble même venir volontier dans les couverts riverains des eaux homoiohalines. Il faut noter la grande ressemblance de cette espèce avec la précédente, ce qui rend la discrimination sur le terrain illusoire si elle n'est pas accompagnée de captures.

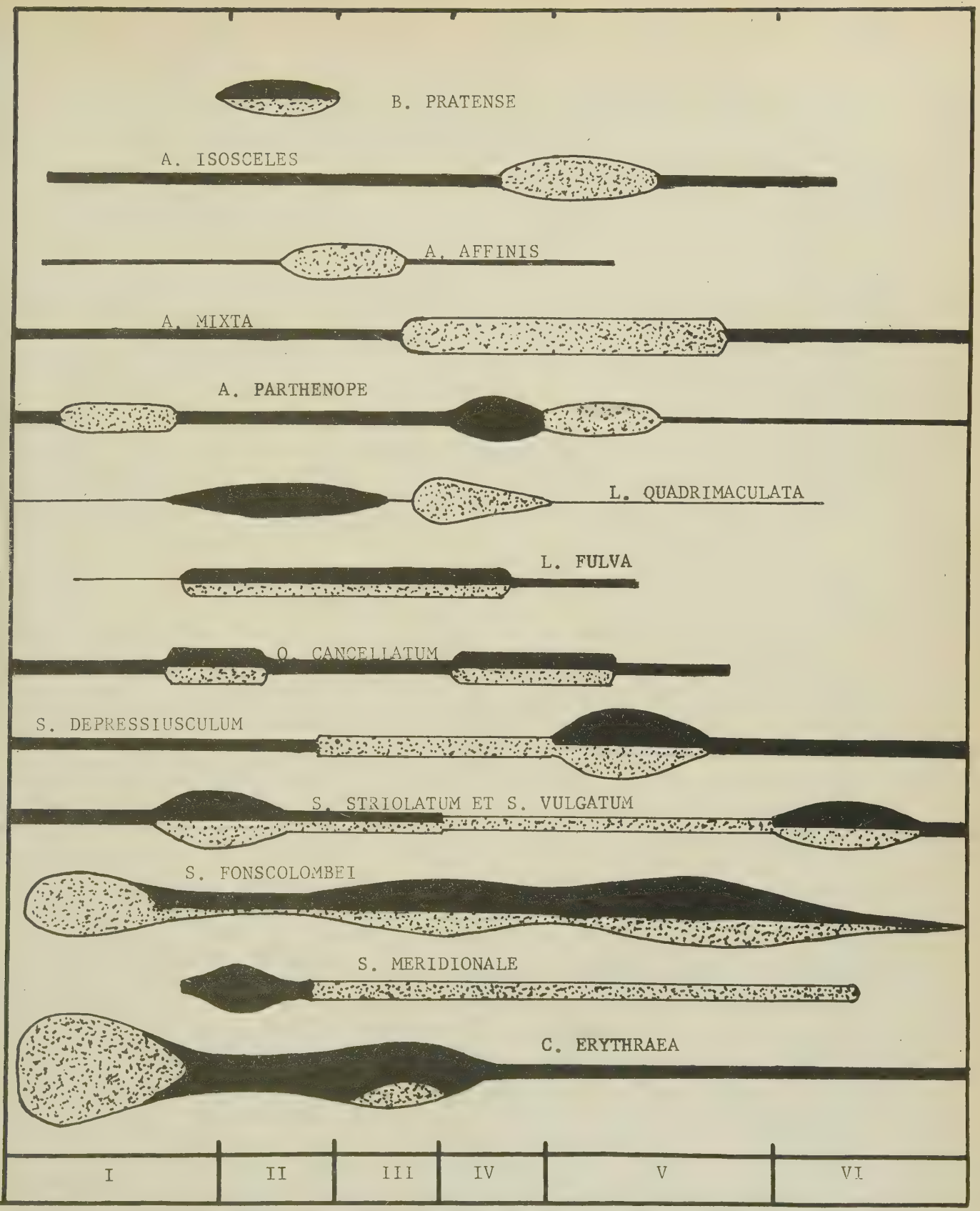


Fig. 13 - REPARTITION DES IMAGOS D'ANISOPTERES SUIVANT LE "SPECTRE ECOLOGIQUE" DU DELTA. EN POINTILLE LES IMMATURES ET EN NOIR LES MATURES. EXPLICATIONS DETAILLEES DANS LE TEXTE.

Sympetrum striolatum colonise tous les milieux de Camargue jusqu'en bordure de mer, avec Aeschna mixta et Sympetrum fonscolombei.

Sympetrum vulgatum se rencontre un peu partout avec la précédente, mais ses effectifs sont trés réduits, ce qui rend difficile une délimitation précise des biotopes qu'elle occupe réellement. En outre, il est impossible de le distinguer au vol de l'espèce précédente, et cela ne peut se faire avec certitude que sur du matériel capturé.

Sympetrum fonscolombei est probablement l'espèce la plus abondamment représentée dans le delta, d'abord parcequ'elle est capable d'effectuer son développement larvaire complet (de la ponte à l'imago) en 3-4 mois, donc plus rapidement encore que Crocothemis erythraea, ensuite parceque les larves supportent des salinités de l'ordre de 10 grammes par litre. Les larves ont donc une trés grande répartition qui justifie l'abondance et la vaste distribution des imagos.

Comme pour les Zygoptères, un tableau illustre cette répartition des Anisoptères selon le spectre écologique du delta : toutefois, seules les espèces les plus régulièrement observées ont été placées dans ce schéma qui résume quatre années d'observations.

o O o

Maintenant que nous avons placé, individuellement, chacune des espèces d'Odonates rencontrées en Camargue dans son biotope le plus habituel, il reste d'une part à montrer les groupements qu'ils constituent (Zygoptères-Anisoptères) selon les milieux envisagés et d'autre part à indiquer la succession des espèces dans le temps.

La première des questions qui se pose à l'esprit est de savoir s'il y a ou non des "associations d'espèces" chez les Odonates, tant chez les larves que chez les imagos.

Si nous examinons les larves qui peuplent un ruisseau de Dordogne (le Céou par exemple) et celles qui peuplent un ruisseau des Alpilles (ruisseau d'Auge par exemple), nous trouvons les mêmes espèces : Onychogomphus uncatus, Cordulegaster annulatus, Calopteryx virgo et haemorrhoidalis en sont les principales et forment la base du peuplement en Libellules de ces 2 rivières. Ces ruisseaux ont tous deux des eaux trés claires, à courant rapide par endroits mais avec des secteurs où il est moins intense ; leur végétation aquatique est abondante, offrant aux larves un support et un abri. Il parait donc possible d'envisager que des ruisseaux possédant dans une même aire de répartition géographique - des caractéristiques identiques, abritent une faune d'Odonates toujours semblable à elle-même. Il y a cependant, pour chacun des 2 ruisseaux précédents, des espèces qui sont présentes dans l'un et qui sont absentes de l'autre : ainsi dans le ruisseau d'Auge (Alpilles), j'ai rencontré des Coenagrion mercuriale et des Orthetrum coerulescens qui font défaut dans le Céou, où, par contre, se trouve en quantité impressionante le Platycnemis acutipennis ainsi que

quelques individus de Boyeria irene. Or, le Pl. acutipennis vit aussi en Camargue, dans des eaux qui sont absolument différentes et ne présentent aucun point commun avec celles du Céou. La faune des Odonates qui, dans le delta du Rhône, se rencontre dans les mêmes eaux que les Platycnemis acutipennis, est, sans aucune exception, différente de celle du Céou. Nous trouvons, en Camargue, avec le Pl. acutipennis : Calopteryx splendens, Coenagrion lindeni, Coenagrion pulchellum, Erythromma viridulum, Platycnemis latipes et Ischnura elegans, pour ne citer que les Zygoptères les plus fréquents.

De même, si nous considérons Erythromma viridulum, en Camargue, nous constatons que dans un cas (roubines d'eau homoiohaline) il vit en compagnie des espèces que je viens de mentionner, mais que, lorsque les larves se rencontrent dans les marais poikilohalins, les espèces qui vivent avec sont alors les suivantes : Sympecma fusca, Ischnura elegans, et pumilio, Orthetrum cancellatum et Anax parthenope.

Il semble donc que, lors de la vie larvaire, il n'y ait pas chez les Odonates, d'"association d'espèces", mais simplement des cohabitations régies par les exigences écologiques propres à chaque espèce. C'est pourquoi, suivant l'eurytopie plus ou moins grande des larves, nous les trouverons dans des milieux plus ou moins variés, certaines espèces pouvant cependant, par suite de la concurrence interspécifique, se trouver éliminées de milieux qui à priori, leur paraissaient favorables. Il n'est pas impossible d'expliquer de cette façon le remplacement de Platycnemis acutipennis dans le ruisseau des Alpilles par le Coenagrion mercuriale. La première est, dans les Alpilles tout à fait à la limite de sa répartition géographique, tandis que la seconde se trouve là au centre de son aire de distribution ; et si nous considérons la Dordogne, c'est le Pl. acutipennis qui est au centre de son aire, tandis que le Coenagrion n'y est plus que rare.

En ce qui concerne les imagos, les relations entre espèces peuvent paraître plus étroites : celle qui m'a paru primordiale est la relation prédateur-proie. Chez les Zygoptères, par exemple, lors de l'éclosion des Platycnemis acutipennis, espèce particulièrement délicate durant les premiers jours de sa vie imaginale, on peut voir arriver des individus de plus en plus nombreux d'Ischnura elegans : les représentants de cette espèce, volant autour des roseaux de bordure des roubines où s'accrochent les larves des Platycnemis pour éclore, attendent qu'un individu qui vient de quitter sa dépouille larvaire prenne son premier envol pour le saisir et le dévorer. J'ai en outre noté que les Ischnura elegans dévoraient également les individus qui viennent d'éclore d'autres espèces et même de leur espèce : ceci se produit en particulier au bord des rizières où les éclosions d'Ischnura elegans sont abondantes ; il y a donc, chez ce Zygoptère, des cas d'adelphophagie.

Suivant les biotopes, il est possible de mettre en évidence des variations dans la composition des peuplements. Telle espèce qui, dans un milieu, se trouve en compagnie de telles autres espèces, se trouvera, dans un autre milieu, en compagnie d'autres espèces d'Odonates. Examinons, par exemple, le cas de Lestes sponsa et comparons les espèces avec lesquelles

ce Lestidae se rencontre dans 2 milieux différents du delta. Le milieu 1) correspond aux arbustes de bordure de l'Aube de Bouic (Cornus sanguinea principalement), tandis que le milieu 2) correspond aux tamaris et aux enganes en bordure du canal de Fumemorte. Les espèces suivantes y ont été observées, respectivement, les 18 et 20 juin 1958 :

1)		2)	
Lestes sponsa	2 ♂	Lestes sponsa	1 ♂
Lestes barbarus	1 ♀	Lestes barbarus	1 ♂
Platycnemis acutipennis	13 ♂ 3 ♀	Platycnemis acutipennis	35 (sexe indét.)
Ischnura elegans	3 ♂ 7 ♀	Ischnura elegans	12 (sexe indét.)
Coenagrion pulchellum	2 ♂ 3 ♀	Coenagrion pulchellum	1 ♂
Erythromma viridulum	7 ♂ 8 ♀	Erythromma viridulum	35 (sexe indét.)
Calopteryx splendens	2 ♂ 1 ♀	.....	
Anaciaeschna isosceles	1 ♀	Anaciaeschna isosceles	10 (sexe indét.)
Libellula fulva	1 ♂	Libellula fulva	3 (sexe indét.)
Orthetrum cancellatum	1 ♂	Orthetrum cancellatum	12 (sexe indét.)
Sympetrum striolatum	4 (sexe indét.)	.....	
Sympetrum meridionale	12 (- -)	.....	
		Platycnemis latipes	1 ♂ 1 ♀
		Gomphus pulchellus	1 ♂ 1 ♀
		Oxygastra curtisii	8 (sexe indét.)
		Libellula quadrimaculata	2 (sexe indét.)
		Orthetrum coerulescens	1 ♂
		Crocothemis erythraea	20 (sexe indét.)
		Sympetrum fonscolombei	7 (- -)

Dans cet exemple, 8 espèces autres que Lestes sponsa se touvent en commun dans les 2 biotopes envisagés, mais 3 existent dans l'un et sont absentes de l'autre lequel, par contre, possède 7 espèces que n'abrite pas le premier milieu.

De même, nous verrons plus loin que chaque espèce d'Odonate est caractérisée par une période de vol qui lui est propre, et qu'en conséquence chacune n'occupe un ou plusieurs milieux que pendant un laps de temps bien défini. Ainsi, chaque Libellule peut, au début de sa période de vol, cohabiter avec des espèces plus précoces qu'elle tandis qu'en fin de sa période de vol, elle peut cohabiter avec des espèces différentes, plus tardives qu'elle.

Il semble donc, en définitive, qu'il n'y a pas, chez les imagos d'Odonates (tout comme chez les larves), d'associations d'espèces. Il n'y a que des cohabitations qui dépendent d'une part du biotope préférentiel de l'espèce et d'autre part de sa période de vol. Il y a donc, pour chaque milieu, entre l'apparition de la première Libellule et la disparition de la dernière, une continuelle modification du peuplement qui est régie par les 2 facteurs précédents.

Les recensements, effectués de façon régulière sur divers biotopes permettent de mettre en évidence cette succession des espèces : ainsi, du 17 février au 14 juillet 1958 j'ai régulièrement compté toutes les espèces de Libellules (Zygoptères et Anisoptères) qui se trouvaient sur un parcours bien déterminé de 25 mètres de long, en bordure de l'Aube de Bouic. Tous les résultats cités ci-après ne concernent que les individus réellement capturés au filet pour les Zygoptères, tandis que pour les Anisoptères ils concernent les individus observés sans qu'ils aient toujours été capturés (1)

Les captures effectuées dans un autre milieu, l'Allée sud de la Tour du Valat, sur la moitié de sa longueur (500 mètres environ), mettent aussi en évidence une succession d'espèces entre le 12 mai 1958 et le 19 juin. (2)

Evolution quantitative du peuplement en Anisoptères d'un milieu camarguais du 13 mai 1958 au 19 juin 1958

ESPECES	13.V	14.V	16.V	19.V	22.V	24.V	26.V	28.V	30.V	2.VI	4.VI	7.VI	12.VI	19.VI
B.pratense	3-5	23-8	7-0	3-1	4-1	7-2	4-0	2-1	4-2	2-1	1-0	2-0	....	...
A.isosceles	0-1	5-2	1-0	5-3	5-7	1-0	0-0	8-5	7-3	3-1	6-8	4-3	2-0	2-0
L. quadrimaculata	1-1	3-8	4-5	0-0	8-9	2-3	0-0	0-2	1-1	1-0	0-1	1-1	0-1	...
L.fulva	1-0	1-0	5-4	2-1	8-9	6-3	1-0	0-1	2-3	5-2	3-1	1-3	4-3	1-0
O.cancellatum	2-1	0-2	3-1	6-1	4-4	4-4	1-0	2-3	6-6	12-6	5-2	13-7	6-9	8-1
H.ephippiger	1-0	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
A.parthenope	1-0	1-0	...	...	....	....	...	...	...	1-0	...	...	...	...
S.fonscolombei	...	...	...	0-1	...	...	...	1-2	...	...	...	...	...	...
C.erythraea	...	...	...	1-3	1-1	1-0	...	1-1	2-0	0-3	1-2	1-3	1-0	...
A.affinis	...	...	...	...	1-0	1-0	...	7-3	2-1	2-3	1-6	2-2	1-4	3-0
C.meridionale	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	2-3	8-10	8-17	4-10
S.striolatum	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	3-3	2-1	9-11	1-0
S.vulgatum	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	0-1	0-1	0-1
S.depressiusculum	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	2-2
S.sanguineum	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	3-1
O.coerulescens	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	1-0
G.simillimus	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	1-1	...

(le premier chiffre concerne les ♂, le second les ♀. Les rares Zygoptères (I.elegans, L.barbarus principalement) qui peuplaient ce milieu, n'ont pas été comptés)

---

(1) C'est pour cette raison que les sexes des Sympetrum ne sont en général pas mentionnés et que pour Sympetrum sanguineum et Sympetrum depressiusculum je ne puis indiquer, le 14 juillet, le nombre exact des représentants de chacune de ces espèces : si elles sont facilement déterminables en main, il m'est actuellement impossible de le faire au vol. Notons enfin que les espèces, dans ce tableau, ne sont pas indiquées dans l'ordre systématique mais dans leur ordre chronologique d'apparition.

(2) Tous les individus cités ont été capturés (et marqués), ce qui permet la détermination des sexes des Sympetrum et la différenciation des S.sanguineum et depressiusculum.

ESPECES	février		mars		avril						mai												juin								juillet	
	17		5		1		10		18	24	6		12		14		19		23		27		29		2		6		9		18		28	14	
S.fusca	3	4	19	13	3	4	1	8	11 4	6 1	1	2	0	1	0	1	.		.		.		0	1	.		.		.		.		.		.
I.elegans	.		.		1.0		3	5	2 4	5 6	7	3	2	4	1	2	3	2	1	3	1	1	2	4	1	7	2	4	2	2	7	3	4	6	3	5
L.quadrimaculata	.		.		.		.		0 1	.	0	1	1	0	.		.		.		.		.		.		.		.		1	0	.	
C.pulchellum	.		.		.		.		.	5 11	18	14	24	19	27	13	23	29	31	24	18	17	7	11	4	9	2	8	1	4	2	3	0	1	.	
B.pratense	.		.		.		.		.	1 0	3	0	1	0	.		.		1	0	.		.		.		.		.		.		.		.
L.fulva	.		.		.		.		.	1 0	.		.		.		0	1	.		.		1	0	.		1	0	.		1	0	1	1	1	0
A.isosceles	.		.		.		.		.	0 1	1	0	.		.		.		0	1	.		.		.		1	0	.		0	1	.		.
P.acutipennis	.		.		.		.		.	.	.		3	1	.		2	1	6	10	14	15	10	8	14	12	13	5	17	11	13	3	11	10	5	7
L.barbarus	.		.		.		.		.	.	.		.		1	3	1	0	0	2	0	1	1	0	.		.		.		0	1	.		.	
E.viridulum	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		0	3	3	4	0	3	8	7	41	23	23	14
O.cancellatum	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		0	1	.		.		1	0	0	1	0	1
S.striolatum	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		5		4		4		2		1	
G.pulchellus	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		0	1	.		.		.		.	
C.splendens	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		0	1	2	1	1	2	1	3
S.meridionale	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		5		12		4		.	
L.sponsa	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		1	0	2	0	3	1	2	1
P.latipes	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		3	2	2	1
C.lindeni	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		2	0	2	0
A.mixta	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		1	0	2	1
L.viridis	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		1.0	
C.erythraea	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		1	2
S.sanguineum	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		42	
S.depressiusculum	.		.		.		.		.	.	.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.		.			

Pour chaque date, le premier chiffre indique le nombre des mâles, le second celui des femelles.
Pour les Sympetrum, qui dans ce cas n'ont pas été capturés, les sexes ne sont pas mentionnés.
De plus, pour S.sanguineum et depressiusculum, seul le nombre total des 2 espèces est indiqué, aucun critère sûr ne permettant de les déterminer avec certitude au vol.

DATES	Apparition de :	disparition de :
février-mars	S. fusca	
mars-avril	I. elegans B. pratense C. pulchellum	
avril	L. quadrimaculata	
1ère quinzaine de mai	I. pumilio A. isosceles C. erythraea L. fulva A. parthenope O. cancellatum P. acutipennis S. fonscolombei	
2ème quinzaine de mai	A. affinis L. barbarus L. macrostigma C. splendens L. sponsa O. curtisii G. pulchellus	
1ère quinzaine de juin	E. viridulum P. latipes S. striolatum S. vulgatum	S. fusca B. pratense
2ème quinzaine de juin	C. lindeni S. fusca A. mixta S. meridionale S. sanguineum S. depressiusculum	 C. pulchellum
mi-juillet		P. acutipennis L. macrostigma

fin juillet	L. fulva A. isosceles O. curtisii G. pulchellus P. latipes
début août	L. quadrimaculata
mi-août	A. affinis L. barbarus C. splendens E. viridulum C. lindeni
fin septembre	A. parthenope O. cancellatum S. sanguineum S. depressiusculum
mi-octobre	L. sponsa S. meridionale
fin octobre	I. pumilio S. striolatum S. vulgatum S. fusca A. mixta
mi-novembre	I. elegans C. erythraea S. fonscolombei

Dates moyennes d'apparition et de disparition des espèces les plus abondantes en Camargue.

Le premier point remarquable, lorsqu'on examine ces tableaux, est que les apparitions d'Odonates ne sont pas progressives mais brutales : ainsi, dans le peuplement de l'Aube de Bouic, le premier cité, nous n'avons en premier lieu que l'espèce hivernante Sympecma fusca, le premier imago éclos de l'année n'étant observé que le 1 avril 1958. Ensuite, il n'y a plus de nouvelle apparition d'espèce jusqu'au 18 avril mais là, brusquement, du 18 au 24 avril, cinq espèces apparaissent d'un seul coup. Il faut ensuite attendre les 12-14 mai pour voir arriver deux nouvelles espèces. Ce n'est, par la suite, qu'entre le 2 et le 9 juin qu'apparaîtront 7 nouvelles espèces, puis le 28 juin 3 autres et enfin le 14 juillet encore 4 nouvelles espèces. Les mêmes faits se retrouvent sur le second tableau, bien que la période d'observation soit plus courte. Un schéma d'ensemble réunit pour les Odonates de Camargue, l'ordre chronologique d'apparition, et l'ordre chronologique de disparition. Ces données ne constituent que des moyennes, les dates précises pour chaque année de 1955 à 1958 étant données plus loin, dans le but de mettre en évidence les différences qui peuvent se manifester dans ces dates d'une année à une autre.

o O o

Il est encore possible de faire d'autres observations sur les tableaux d'évolution quantitative des peuplements en Odonates de 2 biotopes de Camargue ; sur le premier de ces tableaux en particulier, nous voyons l'abondance relative (nombre d'individus) des Zygoptères par rapport aux Anisoptères. Le premier biotope est en effet un lieu de ponte tandis que le second est éloigné de tout lieu de ponte. Tous les Anisoptères ne sont pas d'ailleurs représentés que par de petits nombres d'individus : les représentants du genre Sympetrum sont fréquemment nombreux, ce qui trouve son explication dans les moeurs de ces Odonates ; tout comme les Zygoptères, les Sympetrum passent une trés grande partie de leur vie posés à l'affût de proies éventuelles qu'ils mangent après les avoir saisies d'un bond, en revenant se poser à l'endroit même qu'ils avaient quitté. Les Aeschnidae, par contre, poursuivent leurs proies et les dévorent en plein vol : ils ont un besoin d'espace beaucoup plus grand, de sorte qu'on n'en rencontre qu'irrégulièrement un individu sur 25 m2, tandis qu'on peut trouver jusqu'à 42 Sympetrum sur cette même surface. L'ensemble des Libellulidae présente des moeurs identiques à celles des Sympetrum, au moins pendant leur période d'immaturité. Les individus matures de certaines espèces, les mâles principalement (Orthetrum cancellatum et Libellula fulva) se déplacent presque autant que les Aeschnidae, passant la majorité de leur temps à parcourir d'un vol ininterrompu le "territoire" qu'ils défendent contre les autres Odonates.

Il existe des exceptions à la densité du peuplement des Aeschnidae : à la tombée de la nuit notamment, il est possible d'observer de nombreux individus d'Anax parthenope ou d'Aeschna mixta qui dévorent sans fin des vols compacts de Diptères et d'Ephémères se comportant alors comme des Hirondelles dans un vol de moucherons, "plongeant" littéralement parmi les

Diptères pour remonter un peu plus loin, puis tournant brusquement pour revenir dans le vol. J'ai pu, dans ces conditions, compter jusqu'à 75 Aeschnidae des 2 espèces précédentes sur une surface de l'ordre de 50-60 m2.

Un autre point mis en évidence par le premier tableau d'évolution quantitative d'un peuplement d'Odonates est l'évolution dans le temps du nombre d'individus de certaines espèces. Il faut, pour que ce point soit clairement visible, que les observations aient été poursuivies durant un temps suffisamment long sur un même biotope. Ainsi, sur le tableau de l'Aube de Bouic, la population de Coenagrion pulchellum apparaît le 24 avril puis ses effectifs augmentent jusqu'au 23 mai pour diminuer ensuite rapidement jusqu'au 6 juin ; cependant l'espèce se maintient mais avec peu d'individus, jusqu'au 28 juin, date à laquelle la dernière femelle a été observée dans ce biotope en 1958.

Les mêmes observations peuvent être faites pour Platycnemis acutipennis et pour Sympecma fusca, et aussi, partiellement, pour Erythromma viridulum. Notons encore que, bien qu'Ischnura elegans soit présent durant toute la période du recensement, il n'est pas possible de mettre en évidence, pour ce biotope, une variation saisonnière des effectifs, car cette espèce peuple un grand nombre de milieux entre lesquels les échanges sont tels qu'ils masquent entièrement les variations des populations autochtones.

o O o

Le peuplement en Odonates résulte ainsi, pour un milieu donné, de plusieurs facteurs bien différents : des larves qui vivent dans les diverses eaux situées dans un certain périmètre, variable avec les espèces ; du biotope considéré, de sa "physionomie" et de sa proximité plus ou moins grande des lieux de reproduction et de ponte ; des périodes de vol plus ou moins longues des espèces considérées, et enfin de l'aptitude des divers Odonates à séjourner dans un même milieu ou au contraire à se déplacer, en fonction de sa maturité sexuelle, d'un milieu à un autre.

D'autres facteurs (météorologiques principalement) contribuent également à modifier ces peuplements, les vents violents amenant les Odonates à se grouper dans les parties abritées, le beau temps ensoleillé les incitant, au contraire, à se disperser davantage. En dernier lieu, les cycles journaliers d'activité sexuelle influent sur les sex-ratio de certaines espèces. L'étude détaillée de Platycnemis acutipennis et Lestes barbarus, chacun caractéristique de biotopes différents, permettra de démontrer ces faits par des observations précises appuyées par des marquages et recaptures.

2) Les particularités du peuplement vis-à-vis des régions voisines

Après cette étude du peuplement en Odonates des divers biotopes camarguais, il me paraît indispensable d'envisager les particularités que ce peuplement présente vis-àvis de ceux des régions voisines. Deux aspects de ce problème sont à examiner successivement : le premier réside dans une comparaison du nombre des espèces, de l'abondance des individus, de la densité des populations sur l'ensemble de la superficie ; le second réside dans l'analyse des composantes faunistiques : les espèces rencontrées en Camargue sont-elles également présentes dans les régions voisines, ou bien existe-t-il dans ces régions des espèces qui sont absentes en Camargue ?

a) ABONDANCE DES ESPECES ET DES INDIVIDUS DANS LES MILIEUX CAMARGUAIS ET DANS LES REGIONS VOISINES.

Au bord de l'Aube de Bouic, j'ai recensé simultanément jusqu'à 15 espèces d'Odonates et aux bords du canal de Fumemorte jusqu'à 16 (20 juin 1958). Sur les berges ou au dessus des marais des Cerisières, j'ai observé simultanément 9 espèces (22 mai 1958), tandis qu'à la même date, aux bords du marais du St.Seren je n'ai recensé que 7 espèces. J'ai déjà évoqué, par ailleurs, les densités de ces populations, densités importantes puisqu'en même temps sur 25 m2 peuvent vivre plus de 120 individus. De même, les concentrations d'Anisoptères (Anax parthenope et Sympetrum fonscolombei principalement) le long des routes ou, de manière plus générale, à l'abri des couverts arborescents ou des haies, sont des faits que l'on n'observe, à ma connaissance, qu'en Camargue ou dans d'autres régions marécageuses (Poitou).

De telles densités sont rarement constatées hors de Camargue : on peut cependant, dans d'autres régions marécageuses, observer également de fortes concentrations de Libellules, mais aux bords des rivières, des ruisseaux ou même des étangs, de telles quantités n'existent pas. Ainsi, aux bords du Céou (Dordogne), où la densité est importante, j'ai pu compter (août-septembre 1956, août 1957 et 1958), sur une superficie de 25 m2, jusqu'à 35 individus (essentiellement des Calopteryx virgo meridionalis, C. splendens xanthostoma et des C. haemorrhoidalis occasi) ; aux bords d'autres ruisselets, en Dordogne encore, j'ai pu noter, sur la même superficie, jusqu'à 60 Platycnemis acutipennis. Mais, dès qu'on s'éloigne quelque peu des ruisselets, ruisseaux, rivières ou étangs, on ne rencontre plus que de rares Anisoptères (Aeschnidae et Gomphidae principalement).

Il en est encore de même dans les ruisseaux ou étangs de Provence dans les Alpilles ou dans le massif du Luberon, la faune des Odonates est assez strictement limitée au voisinage immédiat des cours d'eau ou des étangs. Les captures effectuées en août 1957 par L. Bigot et J. Picard aux bords de la Durance, de l'Aiguebrun et de l'étang de la Bonde, dans le

massif du Luberon d'une part et d'autres captures effectuées, soit par ces mêmes entomologistes, soit par moi, dans des biotopes de garrigue éloignés de tout ruisseau ou de tout étang, en fournissant une bonne illustration :

ESPECES	Durance	Aiguebrun	La Bonde	Garrigue
Calopteryx splendens	+++ (1)	+	+	
Calopteryx haemorrhoidalis	+	+++		
Lestes barbarus	+	++	+	+
Lestes viridis		++		
Sympecma fusca		+++		
Platycnemis pennipes	+	+++	+	
Ischnura pumilio		+++		
Ischnura elegans		+	+++	
Coenagrion lindeni		++	+++	
Coenagrion mercuriale		++		
Boyeria irene		+		
Aeschna mixta		++		+
Aeschna affinis			+	
Aeschna cynea		+++	+	+
Anax imperator			++	
Onychogomphus uncatus		++		
Onychogomphus forcipatus	+	+		
Cordulegaster annulatus immaculifrons		++		
Orthetrum brunneum	+			
Orthetrum coerulescens		+		
Orthetrum cancellatum			++	
Libellula depressa		+		
Sympetrum fonscolombei	+	+	+	+
Sympetrum striolatum		++		+
Sympetrum vulgatum		+		
Sympetrum sanguineum			+++	
Sympetrum depressiusculum		++		
Sympetrum meridionale		++		+

(1) Dans ce tableau, une croix indique de 1 à 5 individus capturés de l'espèce, 2 croix indiquent de 6 à 10 individus et 3 croix plus de 10 individus (le maximum est atteint par Platycnemis pennipes avec 37 individus).

Au bord d'un ruisseau tel que l'Aiguebrun il est possible de rencontrer, pendant le seul mois d'août 23 espèces d'Odonates. Il est donc probable qu'en y ajoutant les espèces plus précoces, on puisse y recenser autant de Libellules que pour toute la Camargue.

Les peuplements en Odonates se caractérisent donc, en Camargue, par un nombre trés élevé d'individus, et par un nombre relativement restreint d'espèces : toutes les eaux du delta du Rhône étant stagnantes, nous ne trouvons que des espèces dont les larves peuvent vivre dans ce type d'eaux. L'élévation de la teneur en sel ne fait que de provoquer, parmi ces espèces d'eau stagnante, une sélection de plus en plus importante.

b) PARTICULARITES DES ESPECES ENTRANT DANS LE PEUPLEMENT DES MILIEUX CAMARGUAIS

Il a été déjà indiqué que toutes les espèces de Camargue ont des larves qui vivent dans des eaux stagnantes. Les Odonates dont les larves exigent des eaux courantes sont complètement absentes : pratiquement, aucune des espèces trouvées le long du ruisseau d'Auge, dans les Alpilles, à 15 km au N.E. d'Arles, n'existe en Camargue et pas une seule des Libellules de Camargue ne se trouve le long de ce ruisseau.

Un autre exemple montre combien la diversité des milieux aquatiques entraine l'abondance des espèces, à défaut de l'abondance des individus : la comparaison des Libellules recensées dans les Pyrénées-Orientales et de celles recensées en Camargue, montre dans le premier cas 52 espèces et dans le second seulement 36. Encore 10 des 36 espèces de Camargue n'ont elles pas été citées des Pyrénées-Orientales, alors qu'elles y existent probablement, ce qui porterait à 62 le nombre des Odonates de ce département. Or, dans cette région, il y a des eaux stagnantes au niveau de la mer, des eaux plus ou moins courantes tant dans la plaine littorale que dans les collines puis les massifs montagneux, et enfin, en altitude, aux environs de 2.000 mètres, des lacs de montagne où peuvent survivre, dans cette région méditerranéenne, des espèces nordiques.

Il m'a donc paru intéressant de réunir en un tableau comparatif les faunes d'Odonates actuellement connues pour la Camargue, les Pyrénées-Orientales, la Provence (la Camargue en étant alors exclue) et les côtes Atlantiques. (1)

Dans ce tableau, les croix correspondent aux espèces présentes en grand nombre ; les croix entre parenthèses aux espèces dont la présence a été effectivement constatée, mais dont le nombre d'individus observés est faible. Les points d'interrogation correspondent soit à des espèces dont la présence, signalée par certains auteurs, parait douteuse et mériterait en tous cas d'être confirmée (Somatochlora alpestris en Provence), soit au contraire à des espèces non observées mais dont la présence parait absolument probable (Brachytron pratense et Coenagrion pulchellum dans les Pyrénées-Orientales).

---

(1) En Camargue, ce sont uniquement mes captures qui servent de base à cette liste ; pour les Pyrénées-Orientales, j'ai tenu compte des captures de MM. Morel, Delamare, Nicolau-Guillaumet, Carré, Dajoz et Bigot, ainsi que d'une publication de K.J. Morton (1926) ; pour la Provence, outre mes captures personnelles et celles de Bigot et Picard, j'ai tenu compte des listes publiées par Boyer de Fonscolombe, Morton, Martin et Vayssière. Enfin, pour les côtes Atlantiques, j'ai utilisé les listes de Martin, Gelin, H. et Th. Piel de Churcheville, ainsi que mes captures.

ESPECES	CAMARGUE	PYR.OR.	PROVENCE	COTES ATLANTIQUES
Calopteryx splendens xanthostoma	-	+	+	+
Calopteryx splendens caprai	+	-	+	+
Calopteryx virgo virgo	-	-	-	+
Calopteryx virgo meridionalis	-	+	+	+
Calopteryx h.haemorrhoidalis	-	-	+	-
Calopteryx h.occasi	-	+	+	+
Lestes dryas	-	+	-	+
Lestes sponsa	+	+	+	+
Lestes macrostigma	+	-	-	-
Lestes barbarus	+	+	+	+
Lestes viridis	+	+	+	+
Lestes virens	-	-	+	+
Sympecma fusca	+	+	+	+
Platycnemis pennipes	(+)	+	+	+
Platycnemis acutipennis	+	+	+	+
Platycnemis latipes	+	+	+	+
Pyrrhosoma nymphula	-	+	+	+
Ischnura elegans	+	+	+	+
Ischnura pumilio	+	+	+	+
Enallagma cyathigerum	-	+	+	+
Coenagrion puella	(+)	+	+	+
Coenagrion pulchellum	+	?	+	+
Coenagrion mercuriale	-	+	+	+
Coenagrion caerulescens	-	+	+	-
Coenagrion lindeni	+	+	+	+
Coenagrion scitulum	-	-	+	+
Coenagrion hastulatum	-	+	-	-
Erythromma viridulum	+	-	+	+
Erythromma najas	-	(+)	+	+
Ceriagrion tenellum	-	+	+	+
Total Zygoptères : espèces =30	15	22	26	26

ESPECES	CAMARGUE	PYR.OR.	PROVENCE	COTES ATLANTIQUES
Brachytron pratense	+	?	+	+
Boyeria irene	-	+	+	+
Anax imperator	(+)	(+)	+	+
Anax parthenope	+	(+)	+	+
Aeschna mixta	+	+	+	+
Aeschna affinis	+	+	+	+
Aeschna juncea	-	+	-	-
Aeschna cyanea	-	+	+	+
Aeschna grandis	-	+	-	-
Anaciaeschna isosceles	+	+	+	+
Hemianax ephippiger	(+)	-	(+)	-
Gomphus pulchellus	+	+	+	+
Gomphus graslini	-	-	-	+
Gomphus vulgatissimus	-	-	-	+
Gomphus simillimus	+	-	+	+
Onychogomphus f.forcipatus	-	-	-	+
Onychogomphus f.unguicatulus	-	+	+	-
Onychogomphus uncatus	-	+	+	+
Cordulegaster a.annulatus	-	+	-	+
Cordulegaster a.immaculifrons	-	+	+	-
Somatochlora metallica	-	+	+	+
Somatochlora alpestris	-	-	?	-
Somatochlora flavomaculata	-	-	+	+
Cordulia aenea	-	+	+	+
Oxygastra curtisii	+	-	+	+
Sympetrum vulgatum	+	+	+	+
Sympetrum striolatum	+	+	+	+
Sympetrum flaveolum	-	+	-	+
Sympetrum danae	-	+	-	+
Sympetrum meridionale	+	+	+	+
Sympetrum fonscolombei	+	+	+	+
Sympetrum sanguineum	+	+	+	+
Sympetrum depressiusculum	+	-	+	+
Sympetrum pedemontanum	-	-	(+)	-
Leucorrhinia dubia	-	+	-	-
Leucorrhinia pectoralis	-	+	-	+
Leucorrhinia caudalis	-	-	-	+
Macromia splendens	-	-	(+)	(+)
Libellula fulva	+	-	+	+
Libellula quadrimaculata	+	+	+	+
Libellula depressa	-	+	+	+
Crocothemis erythraea	+	+	+	+
Orthetrum cancellatum	+	-	+	+
Orthetrum caerulescens	(+)	+	+	+
Orthetrum brunneum	-	+	+	+
Total Anisoptères :espèces = 45	21	30	33	37
Total Odonates :espèces = 75	36	52	59	63

De cette faune des Odonates de Camargue, de récents travaux permettent de préciser, dans une certaine mesure, les origines. Il existe 6 "éléments" : méditerranéens, euroasiatiques, pontiques (Méditerranéo-asiatiques), ethiopiens, circumboréaux, occidentaux.

Onze espèces figurent parmi les éléments méditerranéens : Lestes barbarus, viridis et macrostigma, Coenagrion lindeni ; Aeschna mixta et affinis, Anax parthenope, Hemianax ephippiger, Sympetrum striolatum et meridionale.

Les éléments euroasiatiques sont de beaucoup les plus nombreux (16) : Calopteryx splendens, Sympecma fusca, Lestes sponsa, Platycnemis pennipes, Ischnura elegans et pumilio, Coenagrion pulchellum et puella ; Brachytron pratense, Anaciaeschna isosceles, Anax imperator, Libellula fulva, Orthetrum cancellatum, Sympetrum vulgatum, sanguineum et depressiusculum.

Une seule espèce peut être classée comme pontique : Erythromma viridulum. La lignée éthiopienne n'est représentée que par 2 espèces : Crocothemis erythraea et Sympetrum fonscolombei.

Libellula quadrimaculata serait à inclure parmi les éléments circumboréaux, tandis que Platycnemis latipes et acutipennis ainsi que Oxygastra curtisii, Gomphus pulchellus et simillimus représentent la lignée occidentale.

Il n'y a donc pas dans la faune des Odonates de Camargue, dominance des éléments méditerranéens, comme pourrait le suggérer la position géographique du delta. Pour l'ensemble de l'Italie (Conci et Nielsen, 1956), les éléments méditerranéens sont d'ailleurs représentés par 24 espèces et les euroasiatiques par 36, pour 3 pontiques, 4 éthiopiens, 6 circumboréaux, 4 boréoalpins (totalement absents en Camargue, mais dont 2 existent dans les Pyrénées-Orientales), 2 occidentaux et 1 endémique. Il y a donc, même en Italie, une prédominance des espèces euroasiatiques sur les méditerranéennes.

3) Les particularités du peuplement en lui-même et ses fluctuations d'une année à une autre

Plusieurs points méritent encore d'être examinés qui font la véritable originalité de la faune odonatologique du delta. C'est d'abord le décalage des dates d'apparition des espèces non seulement en Camargue d'une année à une autre, mais encore par rapport à celles connues pour des pays plus nordiques (Angleterre et Allemagne) : si nombre d'espèces apparaissent, comme on peut s'y attendre, plus tôt en Camargue qu'en Allemagne, d'autres, rares cependant, n'apparaissent que plus tardivement dans le delta.

Autre originalité, quelques Odonates représentés par un nombre important d'individus immatures puis matures, ne l'ont été que pendant une seule année, ou parfois deux. On est ainsi amené à distinguer les espèces régulièrement observées chaque année des espèces irrégulières (sporadiques).

Le troisième et dernier point concerne, pour les espèces régulièrement rencontrées, les variations numériques notées d'une année à une autre, (certaines étant aussi abondantes chaque année, d'autres l'étant une ou deux années, puis n'étant plus représentées que par de rares individus).

a) COMPARAISON DES DATES D'APPARITION DES ESPECES

Pendant 4 ans ont été notées les dates exactes auxquelles les espèces de Zygoptères apparaissaient et disparaissaient, et pendant 3 ans seulement les dates d'apparition des Anisoptères.

Le fait le plus remarquable est la grande régularité de certaines espèces qui ont éclos à des dates identiques pendant 3 ou 4 années consécutives, tandis que d'autres (9) apparaissaient, en 1957, avec plus d'un mois d'avance. Or ce ne sont pas des espèces quelconques qui ont éclos plus précocement mais bien celles qui, dans les conditions habituelles, apparaissent déjà les premières ; ce sont toutes les espèces "de printemps", tandis que les espèces plus tardives, dites "d'été", ont pris leur envol à leur date habituelle. Parmi les précoces figure Platycnemis acutipennis et parmi les tardives se trouve Lestes barbarus, qui seront étudiées par la suite en détail. Il parait toutefois utile de mentionner dès à présent le mécanisme du phénomène. Les variations de température, importantes en février-mars 1957, en sont à l'origine, les moyennes de ces deux mois étant notablement supérieures à celles habituelles à cette époque de l'année. Les différences dans le rythme même du cycle larvaire suffisent à expliquer comme nous le verrons, que les espèces de printemps aient pu répondre à cette augmentation de la température tandis que les espèces d'été ne le pouvaient pas.

Une dixième espèce (Lestes sponsa) est apparue en 1957 de façon particulièrement précoce, le 23 avril, mais je n'en ai vu, à cette date, qu'un seul spécimen ; les autres étaient par la suite normalement apparus à partir du 27 mai. De plus, l'individu du 23 avril était une femelle mature et ses ailes étaient abimées, ce qui ferait penser à un cas isolé d'hivernage d'un imago de cette espèce. Cependant, étant donné que cette observation est restée unique, il convient de demeurer prudent dans son interprétation.

ESPECES (1)	CAMARGUE								ANGLETERRE ALLEMAGNE	
ZYGOPTERES	1955 (2)		1956		1957		1958			
	App.	Disp.	App.	Disp.	App.	Disp.	App.	Disp.	App.	Disp.
C.splendens	30.V	20.VII	30.V	5.VIII	31.V	15.VIII	3.VI	24.IX	15.V	15.IX
S.fusca	?	30.V	1.IV	15.V	8.III	27.V	14.II	3.VI	30.III	15VII
	et		et		et		et		et	
	25.VI	15.X	7.VII	17.X	18.VI	15.X	5.VII	27.X	30.VII	30.X
L.barbarus	19.V	20.VIII	17.V	1.VIII	13.V	15.VIII	13.V	17VIII	30.VI	1.X
L.macrostigma	25.V	15.VII	21.V	30.VII	13.V	13.VII	28.V	10.VII	inconnu.	
L.sponsa	1.VI	20.VIII	2.VI	23.X	23.IV	9.X	26.V	12.X	1.VI	1.X
L. viridis	non observé		21.VII		26.VIIIet12IX		4.VII		1.VII	30.X
E.viridulum	8.VI	20.VIII	2.VI	18.VIII	4.VI	14.VIII	26.V	16VIII	15.VI	1.IX
P. acutipennis	27.V	17.VII	16.V	27.VII	20.IV	11.VII	9.V	20.VII	inconnu.	
P.latipes	21.VI	30.VII	12.VI	28.VII	14.VI	30.VII	20.VI	1.VIII	inconnu.	
P.pennipes	nom observé		non observé		non observé		11.VI		15.V	15.IX
I.elegans	?	14.X	17.IV	10.XI	14.III	30.X	1.IV	30.X	1.V	30.IX
I.pumilio	?	15.X	25.IV	23.X	28.III	9.X	12.V	24.X	30.V	1.X
C.pulchellum	?	5.VII	25.IV	9.VII	26.III	2.VII	21.IV	7.VII	1.V	1.IX
C.puella	non observé		20.VI		non observé		non observé		1.V	30.IX
C.lindeni	28.VI	15.VIII	18.VI	1.VIII	26.VI	1.VIII	17.VI	15.VIII	30.VI	1.IX

Pour les espèces dont quelques rares spécimens ont été observés ou capturés je n'ai mis, sur ce tableau que la ou les dates de capture.

(1) Dans les tableaux des dates d'apparition, j'ai également indiqué les dates données, à l'étranger, respectivement par Schiemenz pour l'Allemagne et par Longfield pour l'Angleterre.

(2) En 1955, les dates d'apparition sont incomplètes : ceci est dû au fait que je n'ai commencé mes observations que le 1 mai.

Comparaison des périodes de vol des Anisoptères : dates d'apparition en Camargue en 1956, 1957 et 1958 et comparaison avec les dates données par Schiemenz (1953) pour l'Allemagne.

ESPECES CAMARGUE	1956	1957	1958	ALLEMAGNE
Brachytron pratense	15.IV	25.III	18.IV	1.V
Aeschna mixta	29.VI	20.VI	28.VI	30.VII
Aeschna affinis	15.V	27.V	22.V	1.VII
Anaciaeschna isosceles	10.V	12.IV	12.V	30.V
Anax parthenope	10.V	13.V	12.V	30.V
Gomphus pulchellus	non obs.	14.VI	29.V	15.V
Gomphus simillimus	non obs.	non obs.	9.VI	inconnue
Oxygastra curtisii	non obs.	non obs.	29.V	15.VI
Libellula quadrimaculata	20.IV	12.IV	10.IV	1.V
Libellula fulva	12.V	31.V	9.V	15.V
Orthetrum cancellatum	10.V	2.IV	10.V	30.V
Orthetrum coerulescens	non obs.	2.VII	19.VI	30.V
Crocothemis erythraea	20.V	20.IV	19.V	19.VI
Sympetrum fonscolombei	10.V	28.III	4.VI	15.V
Sympetrum meridionale	25.VI	24.VI	4.VI	30.VII
Sympetrum striolatum	8.VI	15.V	7.VI	30.VII
Sumpetrum vulgatum	10.VI	15.VI	19.VI	non mentionnée
Sympetrum depressiusculum	15.VI	21.VI	19.VI	15.VII
Sympetrum sanguineum	8.VI	26.VI		30.VI

(Deux espèces ont été volontairement omises de ce tableau : Anax imperator et Hemianax ephippiger qui ne sont toujours qu'accidentelles en Camargue)

L'examen de ces dates montre que la grande majorité des espèces éclot en Camargue de 15 jours à un mois avant leurs semblables d'Allemagne ou d'Angleterre. Trois espèces font cependant exception : Calopteryx splendens caprai, Gomphus pulchellus et Orthetrum coerulescens. Le retard de cette dernière trouve immédiatement son explication si l'on pense que seul des individus matures ont été observés et que leurs dates de captures ne sauraient donc être confondues avec les dates d'éclosion de cette espèce. Mais les deux autres libellules se reproduisent en Camargue, et ce n'est que 15 jours environ aprés l'éclosion de Calopteryx splendens en Allemagne que la même espèce éclot en Camargue. Pour Gomphus pulchellus c'est 15 jours à 1 mois après ceux d'Allemagne que les individus de Camargue apparaissent.

Pour Calopteryx splendens, l'explication parait résider dans une différence subspécifique : en Allemagne, comme en Angleterre, il s'agit de C. splendens splendens, tandis qu'en Camargue il s'agit de C. splendens caprai.

En ce qui concerne les périodes de vol des diverses sous-espèces de

Calopteryx, jamais aucun auteur n'a précisé s'il avait ou non observé de différences : Martin (1931), qui ne connaissait pas la forme caprai (décrite d'Italie en 1956), indique simplement en parlant de Calopteryx splendens : "elle habite toute la France, du 30 avril au 15 octobre, de même que le reste de l'Europe, une partie de l'Asie et l'Algérie". Notons que l'illustration que donne Martin pour cette espèce ne correspond pas à la forme typique, mais bien à C. splendens caprai (fig. 47, p. 91 des "Pseudo-Névroptères et Névroptères"). Ce problème justifierait à lui seul une étude détaillée.

Le retard d'apparition de Gomphus pulchellus ne parait pas imputable à une différence subspécifique, car les spécimens d'Allemagne et de Camargue sont rigoureusement identiques. Aussi, la seule explication possible parait elle être une réduction de la durée du développement larvaire en Camargue. Celui-ci demande 3 ans en Allemagne (Schiemenz) et l'éclosion des imagos est précoce (15 mai). L'hiver précédent l'apparition de l'imago se passe donc, en Allemagne, au dernier stade de la vie larvaire. Je n'ai malheureusement que peu d'indications sur le développement larvaire de cette espèce dans le delta : la prospection du canal de Fumemorte est délicate à cause de sa profondeur, et je n'ai récolté que quelques larves dont je n'ai pu préciser les diverses classes d'âge.

Cependant, en supposant une durée de développement larvaire réduite en Camargue, il parait vraisemblable que l'hiver précédent l'apparition des imagos ne se situe pas au dernier stade, mais 2 ou 3 stades avant celui-ci, lorsque l'élévation de température devient suffisante au printemps, les larves auraient encore deux ou trois mues à effectuer avant d'entrer en métamorphose imaginale, d'où le retard dans la date d'apparition des imagos. Ceci reste toutefois à démontrer.

b) ESPECES REGULIEREMENT OBSERVEES; ESPECES IRREGULIERES.

36 espèces d'Odonates ont été recensées au total dans le delta du Rhône et dans ce nombre certaines ne sont qu'accidentelles.

Sur les 15 Zygoptères observés entre 1955 et 1958, 12 seulement le furent chaque année, un 3 ans sur 4, et les deux autres une année seulement. Celui observé 3 ans sur 4, est Lestes viridis, qui ne se trouve qu'en petit nombre ; on peut considérer qu'il a échappé à mes observations la première année. Coenagrion puella n'a été vu qu'en 1956, quelques individus des 2 sexes parmi les C. pulchellum : malgré des investigations attentives, il m'a toujours été impossible d'en trouver d'autres depuis. Enfin, le Platycnemis pennipes n'a été observé qu'en juin 1958 aux bords du Rhône, malgré des chasses fréquentes avant et après dans cette même région.

Chez les Anisoptères sur les 21 espèces observées au total en Camargue, 15 seulement le furent chaque année ; les 6 autres n'ont été vues qu'une seule année (Gomphus simillimus, Oxygastra curtisii, Anax imperator) ou que 2 sur les 3 années d'observations systématiques sur les Anisoptères (Hemianax ephippiger, Gomphus pulchellus et Orthetrum coerulescens).

De ces 6 espèces, 4 peuvent être considérées comme véritablement accidentelles (Anax imperator, Hemianax ephippiger, Gomphus simillimus et Orthetrum coerulescens) ; les deux autres, (Gomphus pulchellus et Onygastra curtisii) ont été observées en nombre important, tant immatures que matures.

c) VARIATIONS NUMERIQUES DES ESPECES REGULIERES EN CAMARGUE

Suivant les eaux où vivent leurs larves, les Libellules du delta sont sujettes ou non à des variations d'effectifs d'une année à une autre. J'ai mentionné, précédemment que certains étangs ou marais présentaient, suivant les années, des physionomies différentes ; leurs cycles de salinité varient, si bien qu'il est possible d'y rencontrer en grand nombre, certaine année, une espèce de Libellule donnée qui disparaitra par la suite du fait d'une élévation trop forte de la chlorinité. Le St. Seren et la Baisse Salée en sont de bons exemples : pendant le cycle 1956-1957, de nombreux Erythromma viridulum, Ischnura pumilio, Orthetrum cancellatum et Anax parthenope ont réussi à y effectuer leur développement larvaire complet, développement qui n'a pas été noté d'autres années, la salinité devenant trop élevée à la fin de l'été.

La première cause de variation d'effectif réside donc dans ce fait que quelques espèces (les 4 précédemment citées) trouvent des milieux aquatiques favorables en plus grand nombre certaines années que d'autres. Il faut ajouter l'assèchement plus ou moins précoce de certains marais qui affecte d'autres espèces et influe sur le nombre de leurs représentants (Lestes barbarus et macrostigma, divers Sympetrum). Lorsque cet assèchement est tardif et ne survient qu'aprés l'éclosion des imagos de ces espèces, leurs effectifs sont importants. Mais s'il a lieu avant l'éclosion des imagos, l'espèce se raréfie. J'ai observé notamment ce phénomène à la Cerisière moyenne, biotope d'élection des Lestes barbarus : en 1956, j'y ai marqué plus de 1.600 individus, ce qui ne représentait qu'une fraction des éclosions. En 1957 et 1958, alors que les larves s'y rencontraient en nombre égal à celui des années précédentes, je n'y ai pas observé une seule éclosion. D'autres marais plus profonds permettaient cependant à cette espèce d'atteindre le stade imaginal et d'assurer la reproduction pour l'année suivante. On peut donc observer, soit une pullulation de cette espèce si tous les marais où il y a des larves ne s'assèchent qu'après l'éclosion des imagos, soit une raréfaction si un pourcentage important de ces marais s'assèche avant l'éclosion.

Seules les espèces dont les larves vivent dans les eaux homoiohalines ne sont pas sujettes à de telles variations, puisque ces milieux sont, chaque année, identiques à eux-mêmes.

J'ai donc choisi, pour en faire une étude détaillée, deux espèces de Zygoptères qui m'ont paru caractéristiques, la première (Platycnemis acutipennis) des milieux homoiohalins stables, la seconde (Lestes barbarus) des milieux poikilohalins sujets à variations. Le Platycnemis est une espèce de printemps, dont le développement larvaire s'échelonne de un à deux ans, suivant les individus ; le Lestes est au contraire une espèce d'été; dont le développement larvaire ne dépasse jamais un an. Enfin, si l'éclosion des oeufs du Platycnemis suit de peu la ponte, celle des oeufs du Lestes ne survient que plusieurs mois après la ponte.

DEUXIEME PARTIE

CHAPITRE III

ECOLOGIE DE LESTES BARBARUS

Lestes barbarus Fabr. fait partie de la famille des Lestidae qui appartient à la superfamille des Coenagrioides Tillyard 1926.

Des caractères de nervation alaire permettent de séparer immédiatement les Lestidae des autres familles de Zygoptères, et notamment la position par rapport au nodus des bifurcations des nervures IR 3 et R 4+5 ; elles bifurquent juste sous le nodus chez les Coenagriidae et les Platycnemididae, tandis que chez les Lestidae elles bifurquent nettement avant le nodus.

On compte en Europe huit espèces de Lestidae, six d'entre elles appartenant au genre Lestes, les deux autres appartenant au genre Sympecma.

Le genre Lestes est représenté dans le delta du Rhône par quatre des six espèces européennes ; trois d'entre elles (L. barbarus, L. macrostigma et L. sponsa) y sont abondantes, la quatrième n'étant qu'accidentelle (L. viridis).

A - LES POPULATIONS DE LESTES BARBARUS

1) Le cycle annuel

a) PERIODE DE VOL

D'après Martin (1931), la période de vol de L. barbarus s'étend de la fin mai à octobre ; Chopard (1948) donne les mêmes dates, tandis que Schiemenz (1953) indique, pour l'Allemagne, de juin à septembre, parfois octobre. Les dates suivantes ont été notées en Camargue :

	apparition	disparition
1955	19-V	20.VIII
1956	17-V	1.VIII
1957	13-V	15.VIII
1958	13-V	17.VIII

La durée de la période de vol de cette espèce, dans le delta du Rhône est donc proche de trois mois.

b) VARIATIONS DE LA PERIODE DE VOL

Chaque année, de 1955 à 1958, Lestes barbarus a pris son envol à une date proche du 15 mai : c'est donc une espèce qui apparaît de bonne heure, mais dont le développement de l'oeuf à l'imago se présente de telle façon que les variations de la température d'une année à une autre ne modifient pas de façon sensible les dates d'apparition. Nous verrons, à propos du Platycnemis acutipennis, qu'il n'en est pas toujours de même.

c) PONTE ET DEVELOPPEMENT LARVAIRE

Les oeufs pondus par les imagos n'éclosent pas immédiatement : déposés en séries rectilignes régulières dans des tiges de jonc (Juncus maritimus principalement), ils y passent tout l'hiver et ne donnent naissance aux larves qu'en mars de l'année suivante, comme c'est d'ailleurs le cas général chez tous les Lestes.

Certaines conditions sont indispensables pour que les éclosions, après l'hibernation des oeufs, soient simultanées, conditions qui sont d'ailleurs quelque peu différentes pour les trois espèces rencontrées en Camargue.

Corbet (1956) a étudié l'éclosion des oeufs chez L. sponsa et j'ai pu le faire pour L. barbarus et L. macrostigma. Dans les trois cas, les conditions d'expérience étaient les mêmes : les oeufs étaient d'abord placés à une température de 10 degrés centigrades pour des durées variant de trois à quinze semaines ; puis à une température voisine de 20 degrés jusqu'à l'observation de leur éclosion.

Les résultats obtenus sont identiques pour les trois espèces : il y a deux catégories d'oeufs, ceux qui éclosent en moins d'un mois et ceux qui éclosent en plus de deux mois. Jamais, pour aucun des trois Lestes, une éclosion n'a été observée dans un intervalle de temps compris entre 30 et 60 jours après que les oeufs aient été placés à 20 degrés.

La synchronisation des éclosions est fonction du temps passé à une température basse : les oeufs qui n'ont séjourné que de trois à six semaines à 10 degrés éclosent dans un pourcentage très faible, de deux à six mois après avoir été placés à 20 degrés (tableau et graphique 1-91-92). Ceux des L. barbarus qui sont restés neuf semaines à 10 degrés éclosent en partie en moins de 30 jours et en partie plus importante en plus de 60 jours ; le même fait existe chez L. sponsa, mais pour les oeufs qui sont restés 12 semaines à 10 degrés, tandis que rien de semblable n'est observé chez L. macrostigma. Pour les 3 espèces, tous les oeufs qui ont passé 15 semaines à 10 degrés éclosent rapidement dans un temps très court (inférieur à 30 jours) ; 12 semaines suffisent aux oeufs du L. barbarus pour éclore 3 ou 4 jours après avoir été placés à 20 degrés. La durée du séjour à basse température est donc plus ou moins longue suivant les espèces de Lestes pour obtenir une bonne synchronisation des éclosions : L. barbarus

exige un séjour au froid moins long que celui demandé par L. sponsa qui est lui-même inférieur à celui requis par L. macrostigma.

De tels résultats permettent d'expliquer des observations effectuées dans la nature : après une période de froid assez brève, en décembre 1956, des larves de L. barbarus ont été récoltées alors qu'il n'était pas possible d'en trouver une seule de L. macrostigma. De même, après un hiver doux (1954-1955) il y avait encore des larves de L. macrostigma en juin 1955 et des larves de L. barbarus dans quelques marais à la fin de mai. Par contre, après un hiver rude (1955-1956), les larves de barbarus se rencontraient jusqu'aux mêmes dates que l'année précédente alors que celles de macrostigma disparaissaient trois semaines plus tôt. Dans le cas de barbarus, la synchronisation des éclosions avait été assurée les deux années consécutives tandis que dans celui de macrostigma une bonne synchronisation des éclosions des oeufs n'avait été assurée que par un hiver froid.

DIAPAUSE DES OEUFS DE LESTES

Lestes sponsa (Corbet)	Lestes barbarus (Aguesse)	Lestes macrostigma (Aguesse)
Oeufs soumis continuellement à une température de 20°C		
Nbre éclosions 18(25) en 98 à 217 jours	1 (15) en 149 jours	3 (50) en 104 à 143 jours
Oeufs soumis à 10°C. pour .....semaines puis à 20°C		
3 semaines 5 (10) en 133 à 189 jours	1 (15) en 93 jours	2 (50) en 87 et 106 jours
6 semaines 1 (10) en 103 jours	3 (15) en 69 à 81 jours	1 (50) en 74 jours
9 semaines	18 (25) 5 en 16 à 19 jours 13 en 67 à 80 jours	11 (50) en 89 à 193 jours
12 semaines 2 (10) en 24 et 90 jours	37 (38) en 3 et 4 jours	10 (50) en 18 à 32 jours
15 semaines 10 (14) en 4 à 21 jours	15 (15) en 2 et 3 jours	19 (50) en 18 à 24 jours

Les nombres en parenthèses indiquent le nombre total des oeufs mis en expérience dans chaque cas.

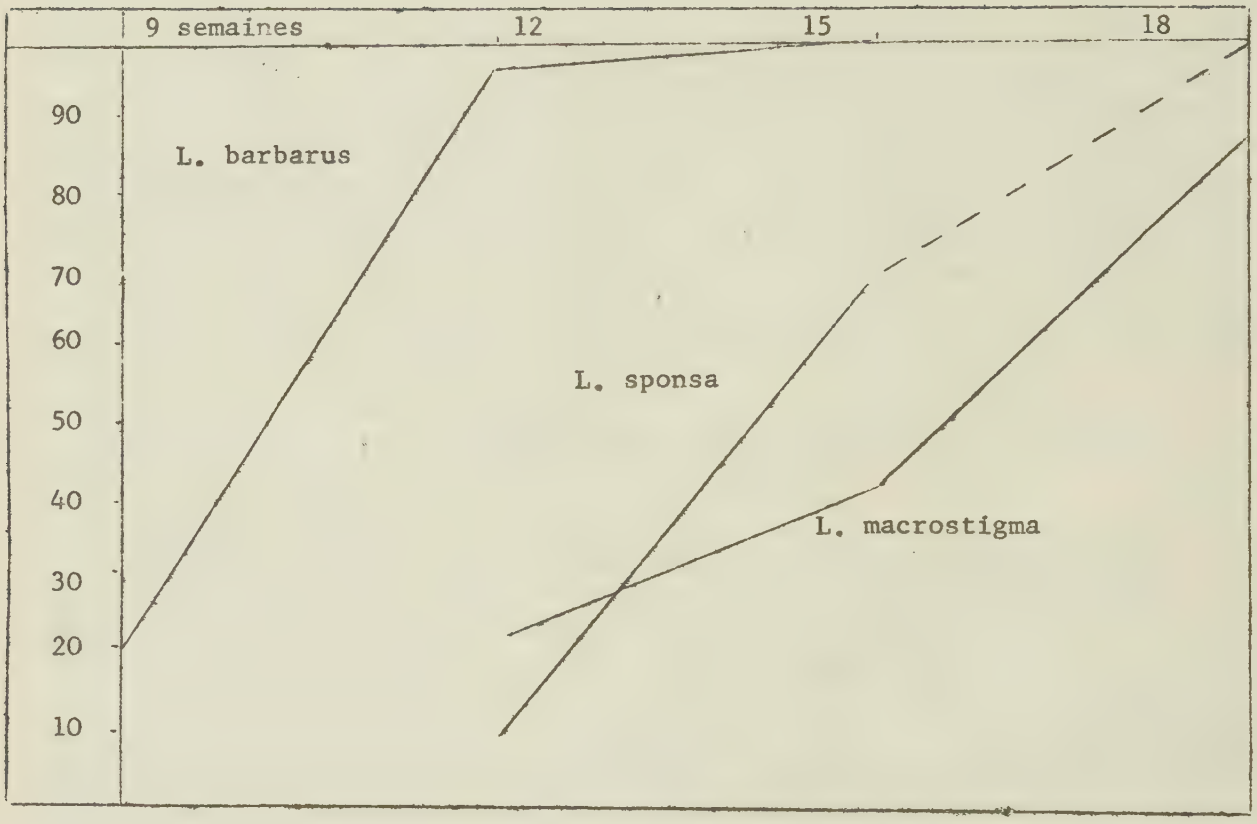


Fig. 14 - pourcentages des éclosions des oeufs de Lestes. Ne sont considérés ici que les oeufs qui ont éclos moins d'un mois après avoir été placés à une température de 20 degrés, c'est-à-dire ceux qui avaient achevé la maturation de la diapause pendant leur séjour à 10 degrés. Les données pour L. sponsa sont empruntées à Corbet (le trait en pointillé correspond à une hypothèse de cet auteur, hypothèse non vérifiée expérimentalement), celles pour L. macrostigma et barbarus résultant de mes travaux.

o o o

La durée du développement larvaire est brève, de six à huit semaines durant ce laps de temps, les larves muent dix fois avant de donner les imagos.

Le stade de repos, qui existe chez tous les Odonates dont le développement dure un an ou plus, se situe ici dans l'oeuf ; nous verrons que chez le Platycnemis acutipennis il prend place, de façon facultative, aux derniers stades de la vie larvaire.

d) VIEILLISSEMENT DES IMAGOS

Peu de changements surviennent dans la coloration des imagos en fonction de leur âge.

Comme tous les Odonates, les Lestes barbarus naissent fragiles, avec des téguments mous : cependant, leur fragilité est brève et ne dure pas plus de vingt quatre heures.

La coloration des imagos apparaît dès l'éclosion et ne se modifie pas trés sensiblement par la suite ; seul, le ptérostigma qui est entièrement jaune durant les deux premiers jours, devient bicolore, jaune dans la partie externe et brun dans l'interne. Certains adultes cependant, âgés de plus de vingt jours, prennent sur le jaune du thorax et des premiers segments abdominaux des reflets blanchâtres.

Il n'y a donc pas, chez L. barbarus, de critères certains qui permettent de séparer les individus immatures des matures.

e) COMPORTEMENT DES LARVES ET DES IMAGOS

Les eaux dans les quelles se rencontrent les larves du Lestes étant le plus souvent claires et peu profondes, une partie des observations a pu être faite directement sur le terrain.

Les larves passent la majeure partie de leur temps à chasser pour se nourrir : leurs besoins énergétiques sont importants étant donné le grand nombre de mues réalisé dans un laps de temps trés court. En laboratoire, les larves de L. barbarus mangent, par jour, le double de leur poids, tandis que celles de Platycnemis, qui effectuent également 10 mues mais en un ou deux ans, ne dévorent leur propre poids de nourriture qu'en une huitaine de jours.

Pour capturer des proies, les larves de Lestes barbarus ne se servent pas de leurs antennes, mais chassent toujours à vue les Crustacés ou les larves d'Insectes qui passent à une certaine distance, le plus souvent comprise entre 2 et 5 cm. Elles se projettent en entier vers la proie convoitée, ne restant fixées à leur support que par les pattes postérieures : leur masque relativement long, ainsi que leurs longues pattes, leur permettent d'attraper des proies qui passent à plus de 2 cm de l'emplacement où elles sont à l'affût.

Des mouvements saccadés du corps, tant au moment des mues larvaires que de la métamorphose imaginale, peuvent être observés aussi bien dans la nature qu'en élevage. Ces mouvements, qui s'effectuent dans un plan

vertical (ce que je n'ai noté que chez les Lestidae, les autres familles de Zygoptères présentant au contraire des mouvements saccadés dans un plan horizontal), paraissent liés à la morphologie larvaire et doivent faciliter la sortie du stade suivant (fig. 15). Corbet (1952) a également observé de tels mouvements chez les larves de Pyrrhosoma nymphula au moment de la métamorphose imaginale et pense que la larve s'assure ainsi que les ailes de l'imago qui va naître ont la place nécessaire pour se déployer.

Chez les imagos, l'activité des deux sexes varie suivant les heures de la journée : le matin de bonne heure ont lieu l'accouplement et la ponte qui se déroulent comme chez tous les Zygoptères, exception faite des Calopterygidae. Toutefois, la ponte s'effectue sur des rameaux de Juncus émergés ; c'est pourquoi, contrairement à beaucoup d'autres femelles de Zygoptères, celles de L. barbarus ne font jamais pénétrer leur extrémité abdominale dans l'eau. Tout le reste de la journée se passe à chasser des proies sans qu'il soit possible d'observer des groupements de l'un ou l'autre des sexes. Cependant, les femelles ont plus tendance que les mâles à s'éloigner des bordures des marais où la ponte a lieu : on en trouve davantage en pleine sansouire, loin des eaux.

2) Structure des populations

a) VARIATIONS DES EFFECTIFS D'IMAGOS

Le nombre des individus varie chaque année au cours de la période de vol ; son étude n'en sera faite qu'avec la dynamique des populations.

Les effectifs, chez L. barbarus, varient de façon considérable d'une année à une autre. Ceci s'explique par l'instabilité des milieux aquatiques colonisés par les larves : celles-ci, en effet, dans les divers marais prospectés, furent toujours en nombres sensiblement identiques chaque année de 1955 à 1959. Des recensements effectués sur un mètre carré à la Cerisière moyenne de la Tour du Valat ont donné, dans le première quinzaine d'avril de chaque année, les nombres suivants (1) :

1956	8 larves
1957	7 larves
1958	11 larves
1959	8 larves

---

(1) - En 1955, les observations n'ont débuté que le 1 mai : à cette date la Cerisière était déjà presque à sec et les larves n'y furent pas comptées.

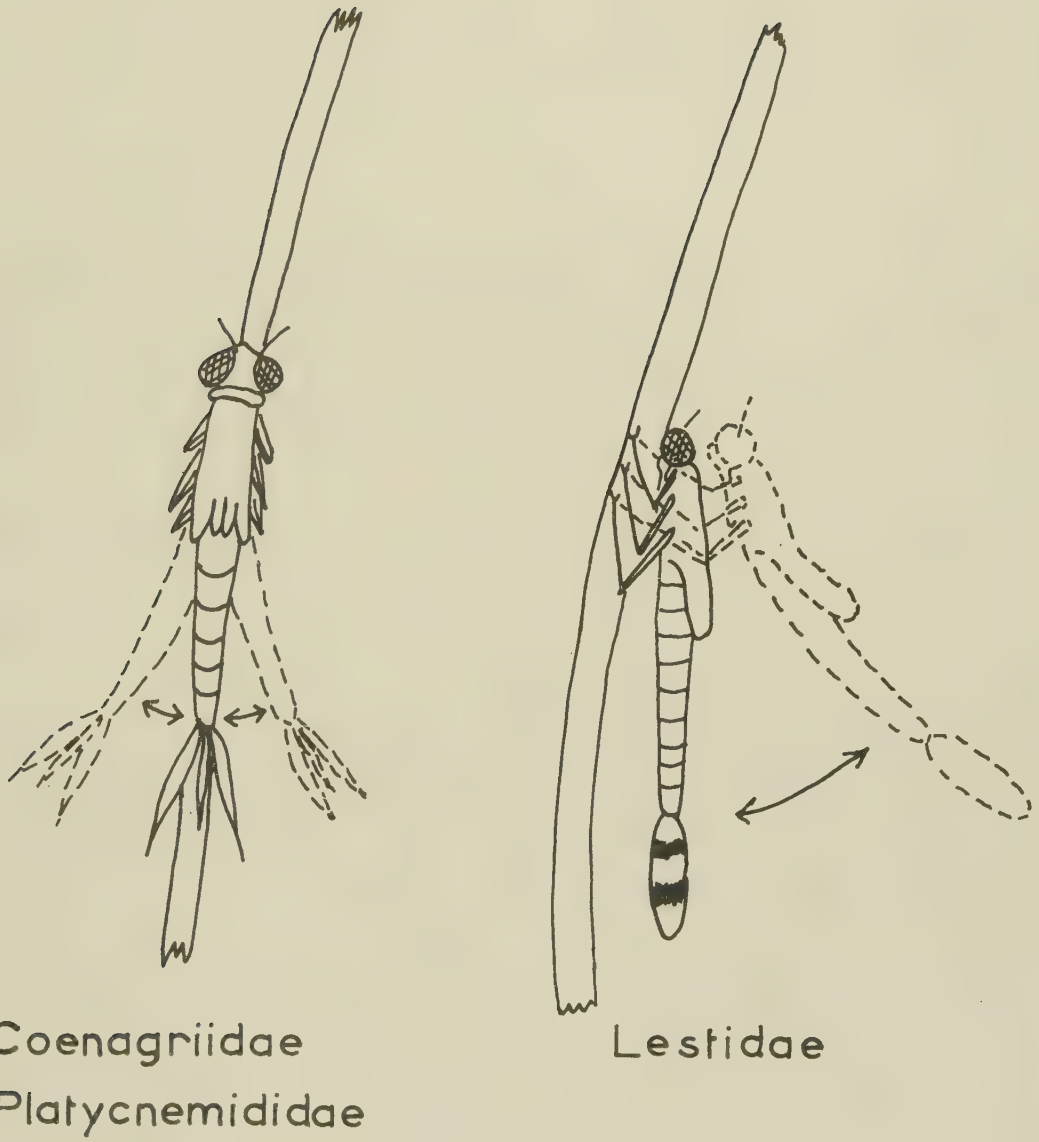


Fig. 15 - MOUVEMENTS SPECIFIQUES DES LARVES DE ZYGOPHERES

Mais en 1955, 1957, 1958 et 1959 cette station s'est asséchée avant que les imagos puissent éclore, tandis qu'en 1956 l'eau restait suffisamment longtemps pour permettre leur éclosion : 1461 individus ont été capturés lors des éclosions, ce qui ne représente qu'une partie de la population née de ce marais. C'est un effectif sensiblement identique d'imagos qui disparaît les années où l'assèchement est plus précoce.

L'espèce fut cependant régulièrement observée chaque année, bien qu'en petit nombre (1955, 1957, 1958 et 1959), parce que quelques imagos pondent dans des marais plus profonds où les larves peuvent achever leur croissance avant l'assèchement.

b) SEX-RATIO LARVAIRE

Lors des abondantes éclosions de 1956, les exuvies ont pu être collectées sur les tiges des plantes aquatiques. Sur les 737 ainsi ramassées, 399 étaient des femelles et 338 des mâles, soit un pourcentage légèrement en faveur des femelles (54,1 %). Cependant, comme les récoltes d'exuvies ne couvrent pas la totalité de la période d'éclosion ni toute la surface du marais, on peut considérer que le sex-ratio larvaire, pour la colonie étudiée, est de 1.

c) SEX-RATIO DES IMAGOS

Les nombres suivants de chaque sexe ont été capturés en 1956, lors des marquages :

mâles : 818 femelles : 902

Ces captures ont été effectuées dans deux colonies différentes : la première est celle où les imagos ont éclos, la seconde ne s'est formée que plus tardivement, par le groupement d'individus matures. Dans la première, des 1461 individus, 703 étaient des mâles et 758 des femelles. Dans la seconde, des 259 individus, 115 étaient mâles et 144 femelles. Dans tous les cas, il y a donc une légère prépondérance des femelles, qui existait déjà chez les larves.

Il se fait une légère modification du sex-ratio durant la période de vol : au début, les femelles sont nettement plus nombreuses que les mâles. Ainsi, le 18 mai, pour 23 mâles, il y avait 40 femelles et le 20 mai, pour 36 mâles 57 femelles. Mais rapidement le nombre des mâles devint égal ou même supérieur à celui des femelles : le 29 mai, pour 321 femelles, il y avait 347 mâles, puis le 18 juin, pour 20 femelles, 26 mâles furent capturés.

d) CATEGORIES D'AGES

Etant donné le caractère temporaire des eaux où vivent les larves (marais en eau de novembre à avril-mai), celles-ci ne peuvent être représentées que par une seule génération simultanément. Cependant, suivant que l'hiver a été froid ou non, il y a, ou non, une bonne synchronisation de

l'éclosion des oeufs qui conditionne ensuite la croissance simultanée des larves, puis la bonne synchronisation des éclosions des imagos.

Chez ceux-ci, il n'est pas possible de suivre l'évolution du rapport immatures / matures, car il n'y a pas de critère sûr qui permette de les distinguer. Nous pourrons par contre suivre quantitativement les modifications de ce rapport chez Pl. acutipennis, où les individus immatures et matures se différencient aisément.

3) Dynamique de la population

a) AGES DES COLONIES

Peu après leur éclosion, les imagos s'éloignent de leurs lieux de naissance : les premiers jours où des marquages furent effectués, alors que les effectifs de la colonie n'étaient pas encore nombreux, les reprises d'individus marqués furent relativement abondantes. Puis, avec l'apparition massive des imagos, le pourcentage des reprises est tombé brusquement : à ce moment, les individus marqués étaient recapturés à plus de 600 mètres de lieux d'éclosion, ce qui montre bien qu'ils émigraient en grand nombre, les chances de reprises diminuant trés vite avec la distance. Des 1461 individus marqués à la Cerisière, 122 furent repris, dont 11 à une distance comprise entre 600 et 2 000 mètres.

Une fois les éclosions terminées, un certain nombre d'individus marqués, qui n'avaient pas été repris depuis leur marquage, ont fait leur réapparition sur les lieux d'éclosion : trois mâles, marqués les 21 et 27 mai, furent ainsi repris le 13 juin sans avoir été capturés dans l'intervalle ; ces individus devaient par la suite être repris plusieurs fois aux environs du marais, montrant bien qu'ils y revenaient après avoir accompli leur maturation sexuelle à une distance qu'il n'est pas possible de préciser.

Ces observations suggèrent de diviser en deux parties la vie de la colonie : la première, qui correspond à la période d'éclosion des imagos (période d'immaturité de la colonie) dure une quinzaine de jours : les individus qui viennent d'éclore s'éloignent plus ou moins rapidement et partent coloniser d'autres milieux ; la seconde, qui serait la période de maturité, correspond au retour sur les lieux d'éclosion d'une partie des individus qui ont précédemment émigré.

Le second groupement d'individus qui a été suivi s'est constitué plus de 10 jours après le début des éclosions des imagos, dans un biotope bien abrité du vent. Il y avait un marais à proximité, mais aucune larve de l'espèce n'a pu y être observée : c'est donc un biotope colonisé par des imagos qui ont émigré loin de leurs lieux d'éclosion. Il n'est pas possible de diviser la vie de cette colonie en plusieurs parties, les pourcentages de reprises suivant les variations des effectifs eux-mêmes. Le seul point qui paraisse remarquable est que le pourcentage des reprises y est nettement plus élevé que dans la première colonie étudiée. En effet, il

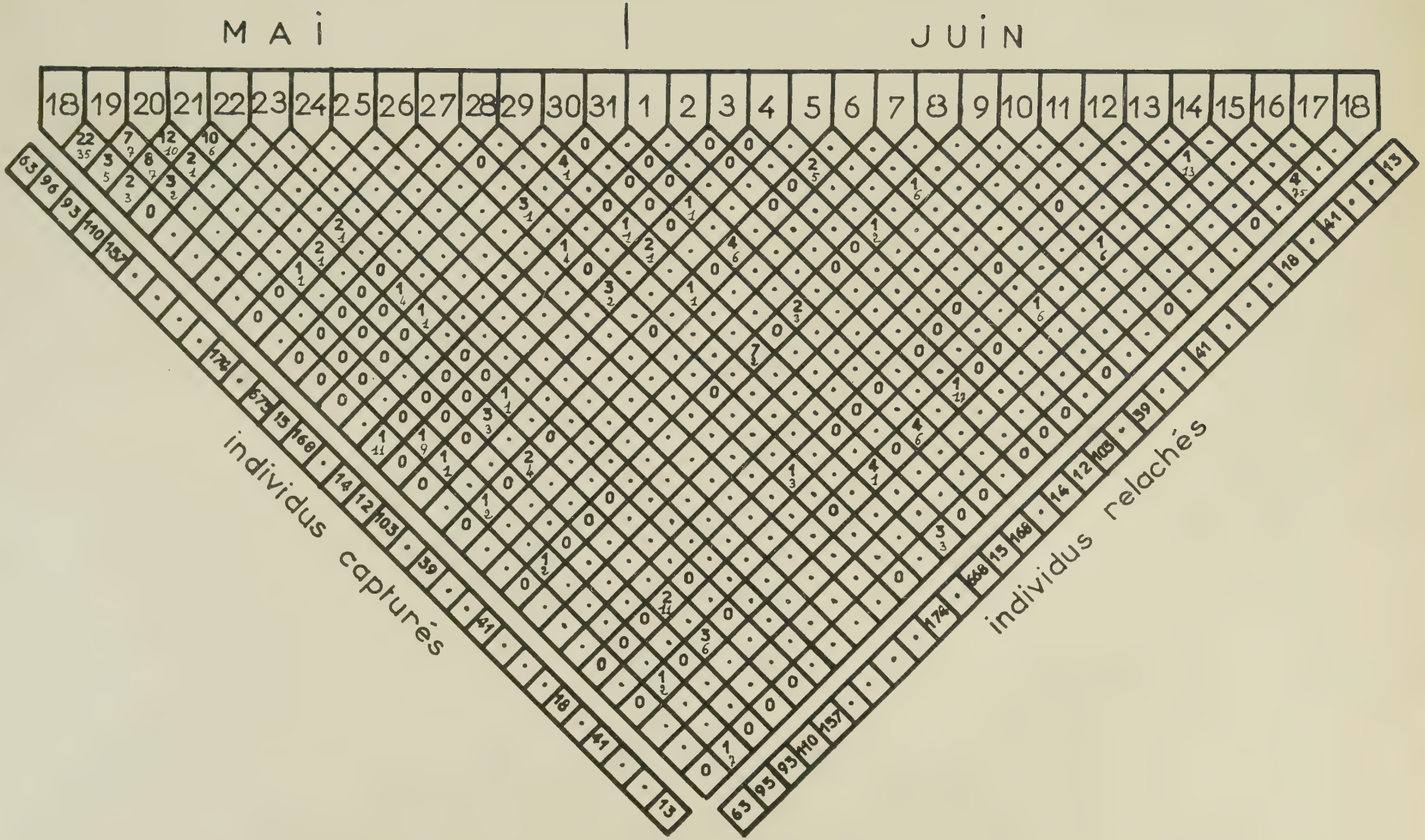


FIG. 16 - LESTES BARBARUS

CERISIERE 1956

Fig. 17 - LESTES BARBARUS SECONDE COLONIE
1956

est de 18,9 %, en totalité sur les lieux de marquage, dans la seconde (49 reprises pour 259 individus marqués) au lieu de 8,3 % dans la première, ce qui indique une disparition moins forte, donc une plus grande stabilité.

b) FECONDITE

Le nombre des oeufs contenus dans l'abdomen des femelles varie de 350 à 500. Toutefois, il n'est pas certain que les femelles examinées n'aient pas déjà pondu ni que leur ovogénèse soit achevée.

D'autre part, l'estimation de la ponte par une autre méthode n'a pas pu être réalisée comme elle le sera pour le Platycnemis.

c) MORTALITE

La technique de la "grille des reprises" a été exposée à propos des méthodes utilisées pour la réalisation de la présente étude. Elle permet de connaitre simultanément les nombres d'individus capturés, repris et relâchés, ainsi que les "marques" reprises à une date donnée et que la fréquence relative des recaptures ; l'utilisation de ces données permet de suivre les fluctuations d'une population et de savoir s'il y a émigration ou immigration, disparition ou apport d'individus.

La grille des reprises, pour la colonie de la Cerisière (fig. 16) indique d'une part qu'au début de la période de vol les apports d'individus non marqués et la disparition des marqués sont importants, et d'autre part qu'à la fin des marquages, qui ne correspond pas avec la fin de la période de vol, il n'y a qu'une augmentation peu marquée des disparitions. Les marquages et recaptures de Lestes barbarus ont donc été arrêtés trop tôt, malgré le nombre réduit d'individus qui volaient encore à ce moment et qui semblait indiquer la proche disparition de l'espèce, tout au moins dans ce biotope.

La grille des reprises de la seconde colonie (fig. 17) ne met pas en évidence d'apports bien sensibles de population ; par contre, pour toute la durée du marquage, elle met en évidence une disparition relativement importante des individus.

o O o

L'étude des reprises permet de connaitre le taux journalier de disparition et l'espérance de vie de l'espèce. On peut en effet estimer que le total du nombre de jours écoulés entre le marquage et la reprise, rapporté au nombre d'individus repris, fournit une estimation valable, quoique sous-estimée, de la longévité.

Les mâles marqués à la Cerisière ont ainsi une espérance de vie de $\frac{413}{65} = 6,3$ jours et un taux de dispatition de $\frac{100}{6,3} = 15,8$ % ; les femelles ont une espérance de vie de $\frac{248}{57} = 4,3$ jours et un taux de disparition de $\frac{100}{4,3} = 23,2$ %.

Les mâles marqués dans la seconde colonie ont une espérance de vie de $\frac{166}{23} = 7,2$ jours et un taux de disparition de $\frac{100}{7,2} = 13,8\ \%$; les femelles ont une espérance de vie de $\frac{181}{26} = 6,9$ jours et un taux de disparition de $\frac{100}{6,9} = 14,4\ \%$.

o O o

L'examen de la destinée journalière des individus marqués permet de connaître les variations du pourcentage de disparition pendant la période des marquages. Pour chacune des deux colonies, un tableau indique, chaque jour où des marquages furent effectués, le nombre de jours maximum qui sépare le marquage de la dernière reprise. On détermine ainsi combien de jours, en moyenne, ont vécu les individus marqués de chaque sexe et l'on peut suivre les modifications de l'espérance de vie.

Tandis que pour les individus marqués et repris à la Cerisière (tableau I) les valeurs de l'espérance de vie sont plus faibles au début et à la fin des marquages, pour ceux de la seconde colonie (tableau II) il n'y a pas de variation significative de l'espérance de vie pour toute la durée du marquage.

o O o

La mortalité, chez les larves, est très variable. En laboratoire, tous les oeufs éclos ont donné naissance aux imagos. Dans la nature, les deux principales causes de mortalité sont : la prédation par les larves de Coléoptères aquatiques, trés abondantes dans ces marais et l'assèchement précoce des marais qui amène la destruction complète de la totalité des larves y effectuant leur développement. Mais cette cause de mortalité n'est pas constante chaque année.

d) LONGEVITE

Les durées de vie maxima, connues par marquage et reprise, sont de 30 jours pour un mâle et de 25 jours pour une femelle. Comme il y a peu de chances pour que ces individus aient été marqués le jour même de leur éclosion et pour qu'ils aient été repris le jour même de leur mort, il est préférable d'ajouter, pour serrer de plus près la durée de vie maxima de l'espèce, deux jours avant le marquage et deux jours après la reprise. De cette manière, nous arrivons à une longévité maxima des imagos de Lestes barbarus de 34 jours pour les mâles et de 29 jours pour les femelles.

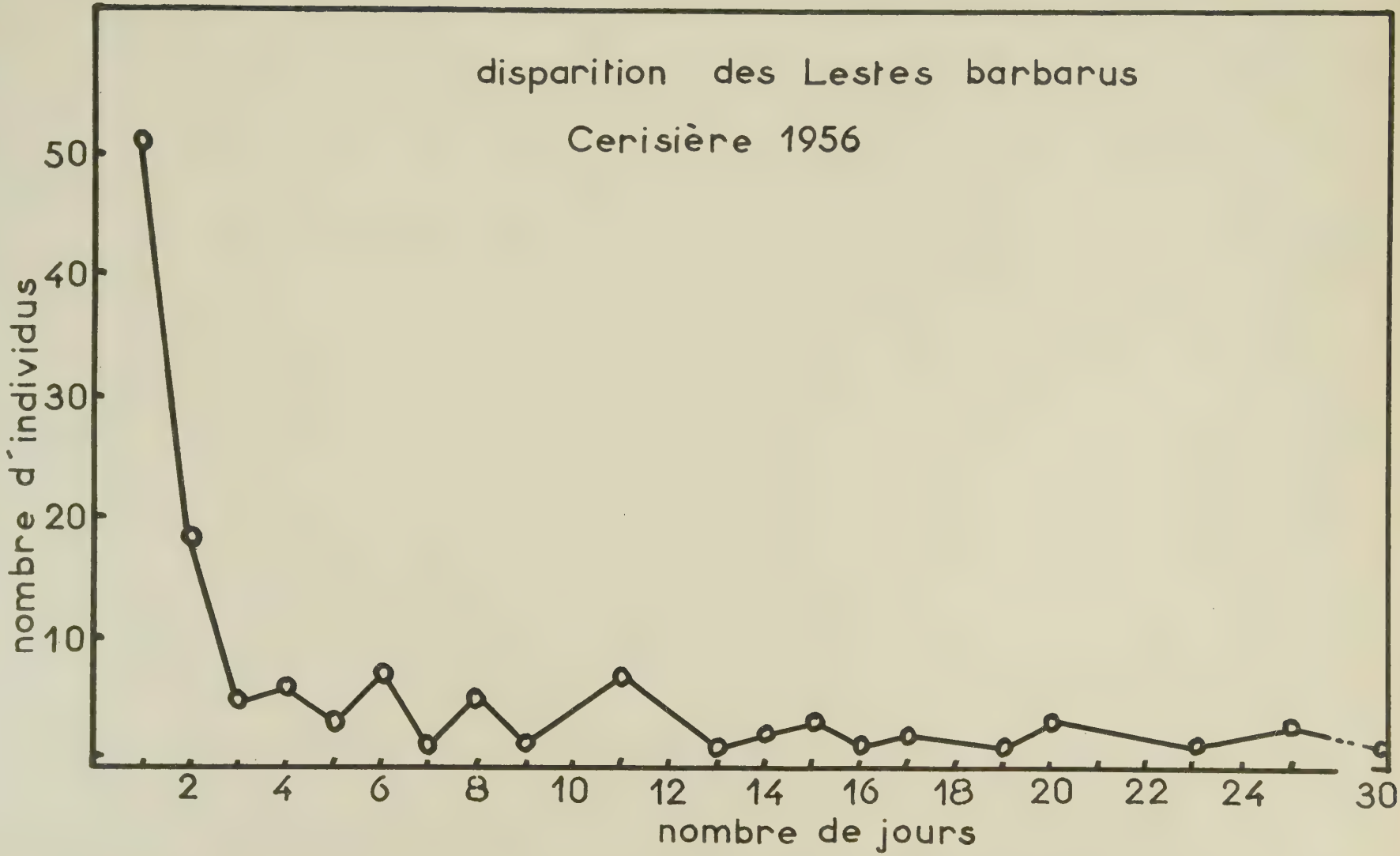

disparition des Lestes barbarus
Cerisière 1956
nombre d'individus
50
40
30
20
10
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20
22
24
30
nombre de jours

Fig. 18

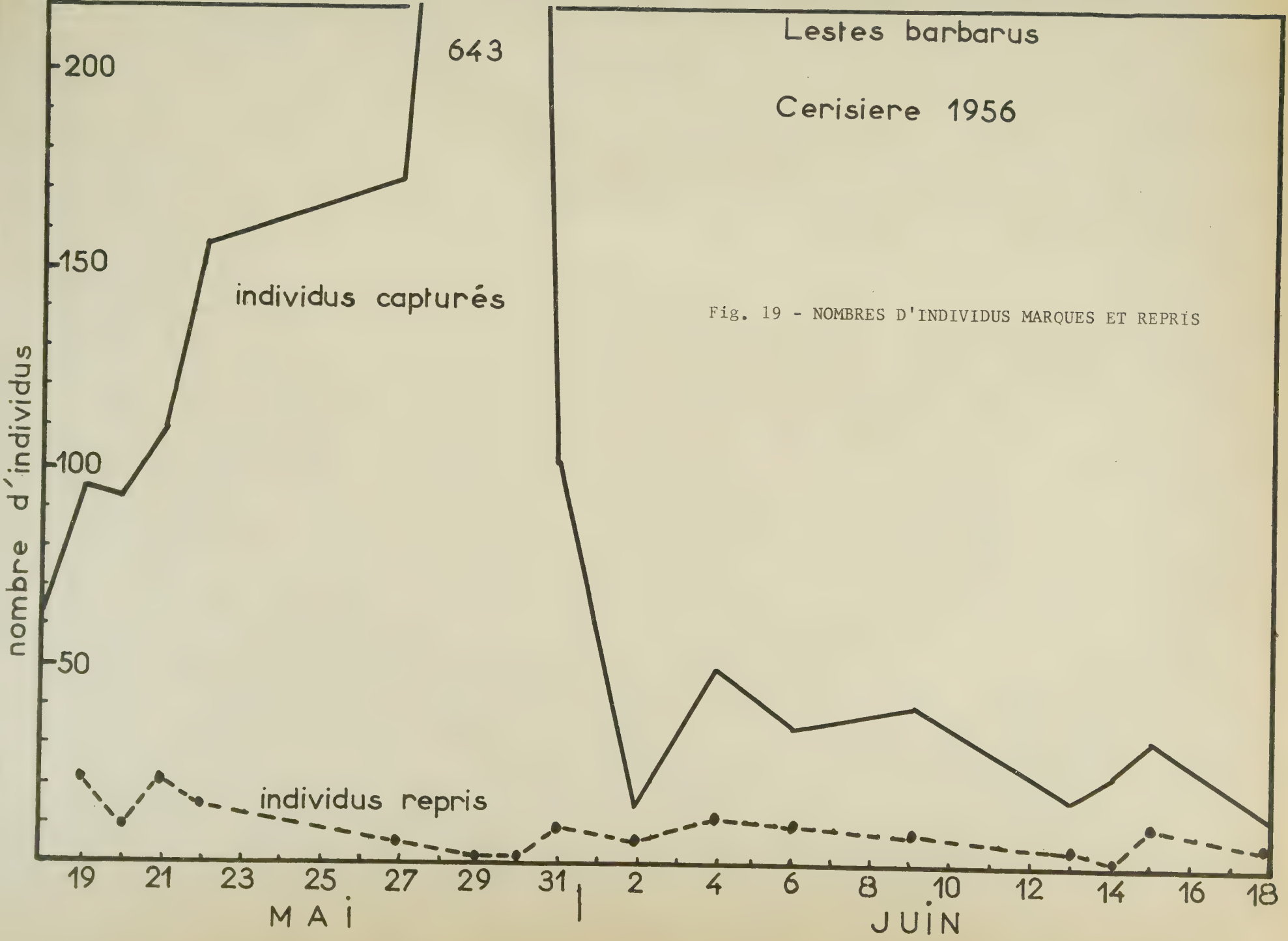


Fig. 19 - NOMBRES D'INDIVIDUS MARQUES ET REPRIS

Fig. 20 - NOMBRES D'INDIVIDUS MARQUES ET REPRIS

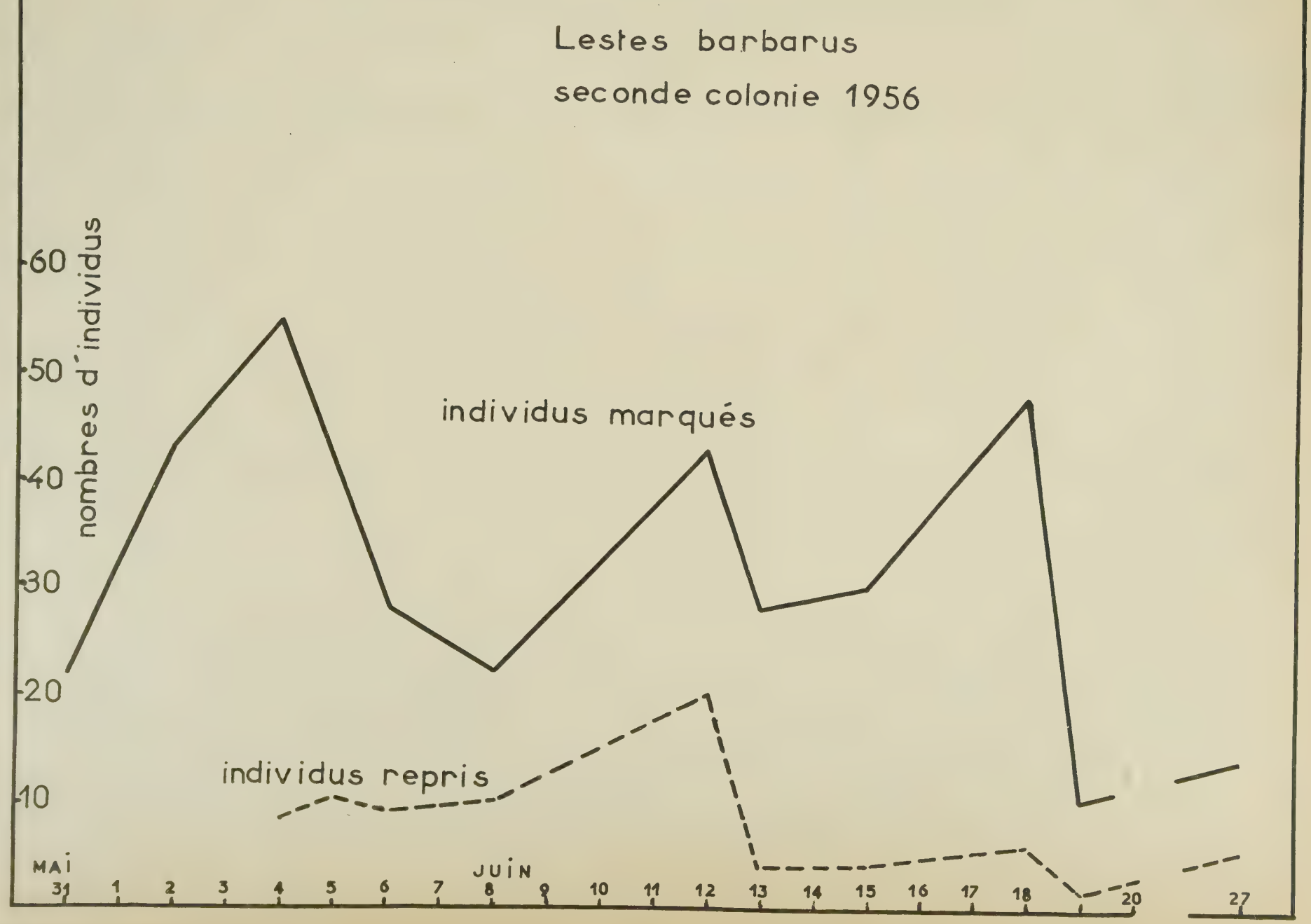


TABLEAU I

Destinée journalière des Lestes barbarus marqués à la Cerisière

Nombre de jours	MAI 1956																	JUIN		TOTAUX	
	18		19		20		21		22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	
1	7	15	4	3	8	4	4	6													23	28
2	3	0	6	2	1	1										1	0			1 3	12	6
3	1	1	2	1																	3	2
4														3	0			1	2		4	2
5									1 1							0	1				1	2
6							0	2								0	1	2	2		2	5
7					0	1															0	1
8									0 1					2	1	0	1				2	3
9									1 0												1	0
10																						
11																5	2				5	2
12																						
13									0 1												0	1
14							1	1													1	1
15	0	1	1	0														0	1		1	2
16							1	0													1	0
17														1	0	0	1				1	1
18																						
19														1	0						1	0
20																3	0				3	0
21																						
22																						
23							1	0													1	0
24																						
25							2	1													2	1
26																						
27																						
28																						
29																						
30		1	0																		1	0
Total jours	16	33	67	12	10	13	10	7	57 14	26				64	8	117	58	16	35	2 6		
Total indiv.	11	17	14	6	9	9	9	10	2	3				7	1	9	6	3	5	1 3	65	57
Esp. vie	1,4	2	4,8	2	1	2	1,9	5,7	7	18,7				9	8	13	9,6	5,3	7	2 2		

Espérance de vie moyenne des mâles = 6,3 jours
Espérance de vie moyenne des femelles = 4,3 jours
Espérance de vie moyenne pour l'espèce, pour marquage sur lieu d'éclosion = 5,4 jours.
Le 1er nombre de chaque colonne pour les ♂, second pour les ♀

TABLEAU II

Destinée journalière des Lestes barbarus marqués dans la colonie mature

nombre de jours	MAI 31	JUIN 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1																			
2			0 1		2 1		1 0							0 1					
3																1 3			
4	1 1		1 0						4 3							0 1			
5																			
6	0 1		0 2				4 2												
7							0 1												
8	0 1				2 3														
9					0 1														1 0
10			0 1						1 0										
11			1 0		1 0														
12	0 1															1 0			
13																			
14														1 0					
15																			
16																			
17																			
18																			
19																			
20																			
21																			
22																			
23					0 2														
24																			
25																			
26																			
27	1 0																		
Total jours	31 30		15 24		31 81		26 19		26 12					13 2		15 13			9 0
Total indiv.	2 4		2 4		5 7		5 3		5 3					1 1		2 4			1 0
Esp vie	15,5 7,5		7,5 6		6,2 11,6		5,2 6,3		5,2 4					13 2		7,5 3,2			9

Espérance de vie moyenne des mâles = 7,2 jours
Espérance de vie moyenne des femelles = 6,9 jours
Espérance de vie moyenne pour les individus de cette colonie = 7 jours.
Le 1er nombre de chaque colonne indique les ♂, le second les ♀.

e) ESTIMATION DE L'EFFECTIF DES POPULATIONS

Soit N l'effectif inconnu de la population que nous voulons estimer et n le nombre d'Odonates que nous y avons marqué. En recapturant ensuite, au hasard, un échantillon de v individus parmi lesquels a sont marqués, nous avons, en admettant que le brassage soit effectué :

$$\frac{a}{v} = \frac{n}{N}$$

où n, v, a sont des nombres connus ; cette relation permet d'obtenir l'effectif N recherché :

$$N = \frac{nv}{a}$$

Comme le taux de disparition est élevé, les diverses estimations des effectifs doivent tenir compte non pas du nombre total des individus marqués, mais du nombre estimé de leurs survivants au jour de la recapture.

Ce nombre estimé s'obtient de la façon suivante : étant donné le pourcentage moyen de disparition précédemment calculé (18,5 %), nous connaissons directement le taux de survie de l'espèce qui est ici de 0,81. Des 63 L.barbarus marqués le 18 mai, il ne restera le lendemain que 63 x 0,81 = 51 individus. Si l'écart entre le marquage et la reprise est supérieur à un jour, il est nécessaire d'élever à la puissance voulue le taux de survie.

Pour quelques dates, les limites de sécurité des estimations d'effectifs ont été calculées par la méthode exposée par M. Lamotte (1951). On a considéré ici que les valeurs réelles ne s'écartaient pas de façon considérable de l'estimation adoptée et que ces valeurs étaient comprises entre les limites N 1 et N 2 telles que le pourcentage estimé ne s'écarte pas plus d'une fois de l'erreur standard, soit

$$\frac{n}{N\,1} = \frac{a}{v} + \sigma e \qquad \text{et} \qquad \frac{n}{N\,2} = \frac{a}{v} - \sigma e,$$

dans lesquelles $\sigma e = \sqrt{\frac{1}{v}\left(\frac{a}{v}\right)\frac{v-a}{v}}$

Un tableau a été établi pour chacune des deux colonies de Lestes étudiées, et les nombres des colonnes 1 à 5 représentent :

(1) les nombres d'individus non marqués capturés à chacune des dates ;
(2) les nombres d'individus précédemment marqués repris à chacune des dates ;
(3) les nombres de marques devant théoriquement se trouver en fonction du taux de survie calculé ;
(4) les nombres de marques réellement retrouvées ;
(5) les estimations des effectifs pour chaque date.

ESTIMATION DES EFFECTIFS DE POPULATION

Première Colonie (Cerisière)

dates	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	
18 mai 1956	63	-	-	-	-	
19 mai	95	22	51	22	271	
20 mai	93	10	118	10	706	
21 mai	110	22	171	22	375	(1)
22 mai	157	15	227	15	931	
27 mai	174	5	133	5	1809	
29 mai	673	0	199	0	-	
31 mai	101	4	502	4	11034	(2)
3 juin	12	2	295	2	294	
4 juin	50	9	248	9	55	
6 juin	39	6	193	8	208	
9 juin	41	8	113	13	97	
13 juin	18	3	60	3	96	
15 juin	34	9	50	17	45	(3)
18 juin	13	4	41	14	52	

Seconde Colonie (prairie)

31 mai 1956	22	-	-	-	-	
2 juin	43	0	16	0	-	
4 juin	55	7	43	7	251	
6 juin	27	9	72	11	123	
8 juin	22	10	73	15	44	(4)
12 juin	43	21	51	30	25	
13 juin	26	4	81	4	240	
15 juin	28	3	79	4	177	
18 juin	46	5	67	5	156	(5)
19 juin	8	2	97	3	156	
27 juin	15	6	26	12	5	

---

(1) limites de sécurité N 1 = 353 N 2 = 398
(2) limites de sécurité N 1 = 9711 N 2 = 13242
(3) limites de sécurité N 1 = 35 N 2 = 64
(4) limites de sécurité N 1 = 39 N 2 = 63
(5) limites de sécurité N 1 = 111 N 2 = 269

Le faible nombre des reprises est à l'origine de l'imprécision des estimations d'effectifs ; cependant, leurs variations sont importantes et paraissent bien mettre en évidence, pour la colonie de la Cerisière, que la population fut importante au début du marquage, ce qui correspond à la période d'éclosion de L. barbarus, puis qu'elle a brusquement diminué dès que les éclosions des imagos furent terminées.

Pour la seconde colonie, les écarts dans les estimations des effectifs et dans le calcul des limites de sécurité sont moins considérables, ce qui traduit une plus grande stabilité des effectifs qui n'ont pas été influencés par la période d'éclosions massives.

Lestes barbarus est une espèce qui se déplace beaucoup et dont les imagos ne restent pas sur les lieux d'éclosion.

Les reprises indiquent en effet que seulement 7,5 % des individus marqués sont racapturés par la suite sur les lieux mêmes où ils furent marqués, dans le cas des marquages sur les lieux d'éclosion. 0,8 % des marqués furent retrouvés à des distances variant de 600 à 2.000 mètres du lieu marquage.

Lorsque les marquages furent effectués dans un milieu colonisé par des individus nés ailleurs, le pourcentage des reprises augmente de façon trés sensible, atteignant 18,9 %. Toutes ces reprises furent effectuées sur place et pas un seul de ces individus ne fut recapturé hors du lieu de marquage.

Ceci met bien en évidence l'émigration des imagos immatures à partir des lieux d'éclosion et la colonisation relativement stable de milieux variés, qui ne sont pas obligatoirement des lieux de reproduction, par les individus qui achèvent ou ont achevé leur maturation sexuelle.

B - LES RAPPORTS DE L. BARBARUS ET DES AUTRES ANIMAUX

Dans les pages qui précèdent L.barbarus a été étudié comme s'il était seul dans les milieux qu'il colonise, bien que nous ayons indiqué, à l'occasion, l'influence d'autres espèces animales. Il importe désormais de préciser ses relations avec les autres Odonates (Zygoptères et Anisoptères), puis avec les animaux autres que les Odonates (Invertébrés et Vertébrés).

1) Relations entre L. barbarus et les autres Zygoptères

Le genre Lestes est représenté enCamargue principalement par trois espèces (L. barbarus, L. macrostigma et L. sponsa), la quatrième n'étant qu'accidentelle (L. viridis).

Toutes ces espèces ont un cycle annuel identique : toutefois, l'éclosion des oeufs de L. sponsa n'a lieu que plus tardivement au printemps (mi-avril), et il en résulte que les imagos n'apparaissent aussi que plus tard (début juin).

Les larves des trois espèces ne s'observent jamais simultanément : on rencontre parfois dans un même marais des larves de L. barbarus en grand nombre et quelques rares larves de L. macrostigma (Cerisières), ou l'inverse (Relongues), mais jamais les larves de L. sponsa n'ont été jusqu'ici récoltées en compagnie de l'une ou l'autre des espèces précédentes. Il n'y a donc qu'une très faible conpétition interspécifique chez les larves de Lestes.

Les imagos de L. macrostigma fréquentent presqu'exclusivement les bordures des marais de faible salinité et temporaires où ils sont nés ; seules les femelles s'en éloignent volontiers, l'après-midi, après la ponte.

Les imagos de L. sponsa restent toute la journée le long des canaux d'apport d'eau douce ou aux bords des marais d'eau douce où ils sont nés.

Seuls, les imagos de L. barbarus se déplacent dans tous les biotopes de Camargue, si bien qu'ils entrent partout en compétition avec l'un ou l'autre des Lestes. Cependant, les colonies de L. macrostigma sont denses et on ne trouve que fort peu de L. barbarus parmi elles. Aucun accouplement entre les deux espèces n'a été observé. Par contre, les colonies de L. sponsa sont clairsemées et le biotope ne se trouve pas saturé d'Odonates : de nombreux Lestes barbarus se rencontrent dans les mêmes milieux et des accouplements interspécifiques ont été fréquemment observés, en 1956, année où L. barbarus était particulièrement abondant. 14 cas ont été notés et, à chaque fois, c'étaient des mâles de L. sponsa qui avaient saisi des femelles, ou des mâles, de L. barbarus. Il semble donc qu'un mâle de Lestes soit incapable de reconnaître la femelle de son espèce, mais que ce soit elle qui joue, par sa passivité ou par son activité, un rôle prépondérant. En effet, les femelles ou les mâles de barbarus, saisis par les mâles de sponsa, ont deux attitudes différentes, la première consistant, lorsque le mâle de sponsa courbe son abdomen en vue de l'accouplement, à garder une immobilité complète, la seconde, au contraire consistant en secousses brutales et désordonnées. Lorsque c'est une femelle de sponsa qui est saisie par un mâle de son espèce, elle courbe son abdomen de manière à faciliter la copulation.

Une toute récente note de E. Loibl (1958) confirme ce point de vue par des expérimentations faites en captivité. L'auteur n'a pas pu faire s'accoupler entre elles des espèces différentes de Lestes ; par contre, il a réussi, chez L. sponsa et L. virens, à provoquer le refus d'accouplement de la part des femelles des espèces correspondantes en coupant une partie des appendices anaux des mâles, ce qui montre clairement leur importance comme "déclencheurs" de la copulation.

o O o

Nombreuses sont les espèces de Zygoptères avec lesquelles Lestes barbarus peut se rencontrer, parce qu'il occupe en nombre plus ou moins

important, tous les biotopes du delta. La variété des peuplements, qui diffèrent tant par le nombre que par la qualité des représentants, permet de conclure qu'il n'y a pas d'associations d'espèces, mais seulement coexistence d'un certain nombre d'entre elles.

Leur cohabitation conduit à se poser deux questions : le nombre des imagos de L. barbarus est-il limité par la présence en grand nombre, aux mêmes dates et dans les mêmes milieux, d'autres espèces de Zygoptères ? Inversement, la présence en grand nombre des imagos de Lestes barbarus gêne-t-elle l'extension d'autres espèces qui, le Lestes absent, coloniseraient à sa place les biotopes occupés par lui ? Autrement dit, y-a-t-il une compétition interspécifique et, si elle existe, quelle est sa nature et quels sont les facteurs qui favorisent une espèce plutôt qu'une autre ?

Au moment où L. barbarus fait son apparition, trois espèces de Zygoptères occupent les marais où il éclot. Ce sont : Ischnura elegans, I pumilio et Coenagrion pulchellum. Le nombre des représentants de ces espèces est si peu important qu'il ne peut jouer un rôle appréciable dans la concurrence interspécifique : les éclosions de L. barbarus sont rapides et massives et bientôt les trois autres Zygoptères ne représentent plus qu'une fraction négligeable du peuplement. Si l'apparition des L. barbarus a une influence, elle consiste à éliminer du marais où ils naissent les autres Zygoptères.

Les biotopes colonisés par les imagos qui émigrent à partir des lieux d'éclosion, le sont en général par des quantités peu importantes d'individus. Il n'y a eu qu'en 1956, lorsque tous les marais temporaires se sont asséchés tardivement, que L. barbarus formait, dans quelques biotopes, des colonies importantes qui pouvaient entrer en concurrence avec d'autres Zygoptères tels que Calopteryx, Platycnemis acutipennis et Coenagrion pulchellum ; mais ceci ne s'est produit qu'une seule fois en cinq années d'observations et semble donc être plus l'exception que la règle.

Lestes barbarus n'a jamais été noté comme prédateur ou comme proie d'aucun autre Zygoptère.

2) Relations entre L. barbarus et les Anisoptères

Les larves de Sympetrum fonscolombei concurrencent celles de L. barbarus dans tous les marais où elles effectuent leur développement. Les larves du Libellulidae sont souvent nombreuses et, effectuant une croissance rapide, consomment une grande quantité de proies. Toutefois, les larves du Sympetrum étant moins agiles que celles du Lestes, ne capturent principalement que des larves de Diptères (Chironomides surtout) tandis que le Leste se nourrit essentiellement de Crustacés (Copépodes, Phyllopodes).

Les imagos de L. barbarus, du fait de leur vaste dispersion, cohabitent avec tous les Anisoptères qui volent en même temps qu'eux. Il n'y a pas de véritable concurrence les années où les marais s'assèchent de bonne heure, si ce n'est sur les rares lieux d'éclosion eux-mêmes (marais se désséchant plus tardivement) où les S. fonscolombei sont relativement abondants au moment où le Lestes apparaît. Les deux espèces chassent leurs proies de la

même façon, à l'affût, et se posent pour les dévorer. Comme elles capturent les mêmes espèces, la concurrence alimentaire est effective entre elles.

Lestes barbarus a, de temps à autre, été noté parmi les proies de quelques Libellulidae (Orthetrum cancellatum et Libellula fulva), mais le nombre d'individus qu'ils dévorent est faible et cette prédation est presque négligeable.

3) Rapports entre les L. barbarus et les animaux autres que les Odonates

Les larves du L. barbarus consomment essentiellement des proies planctoniques telles que Copépodes, Cladocères et Phyllopodes. Cependant il faut y ajouter des larves de Chironomides et de Coléoptères Dytiscidae (Rhantus sp., Hydroporus sp.) qui sont souvent abondantes dans ces marais.

Les imagos du L. barbarus se nourrissent principalement des Diptères qu'ils chassent à l'affût. Les proies suivantes ont pu être notées :

Diptères :	Chironomidae :	Tanypus sp.
		Orthocladius sp.
		Chironomus sp.
	Culicidae :	Aedes detritus
		Anopheles maculipennis
Ephéméroptères :		Cloeon dipterum
Microlépidoptères :		Rhodometra antophilaria
		Tineides indéterminés
Trichoptères :	abondants mais indéterminés (Limnophilus sp.)	
Megaloptères :		Sialis lutaria
Planipennes :		Chrysopa sp.
Plécoptères :		Perla sp.

o O o

Les larves de Lestes barbarus servent de nourriture aux larves de quelques Coléoptères aquatiques : Cybister lateralimarginalis est le principal prédateur, ainsi que, à un moindre degré, Dytiscus sp.

Il n'y a pas, dans les marais où les larves de L. barbarus effectuent leur développement, de larves d'Anisoptères susceptibles d'exercer à leurs dépens, une prédation il n'y a pas non plus de Poissons prédateurs des larves.

Chez les Oiseaux, l'Aigrette (Egretta garzetta) se nourrit parfois aux dépens des larves de L. barbarus, comme le prouve un contenu stomacal analysé en 1959 et provenant d'une colonie d'Aigrettes des bords du grand Rhône, aux environs de Salin de Giraud.

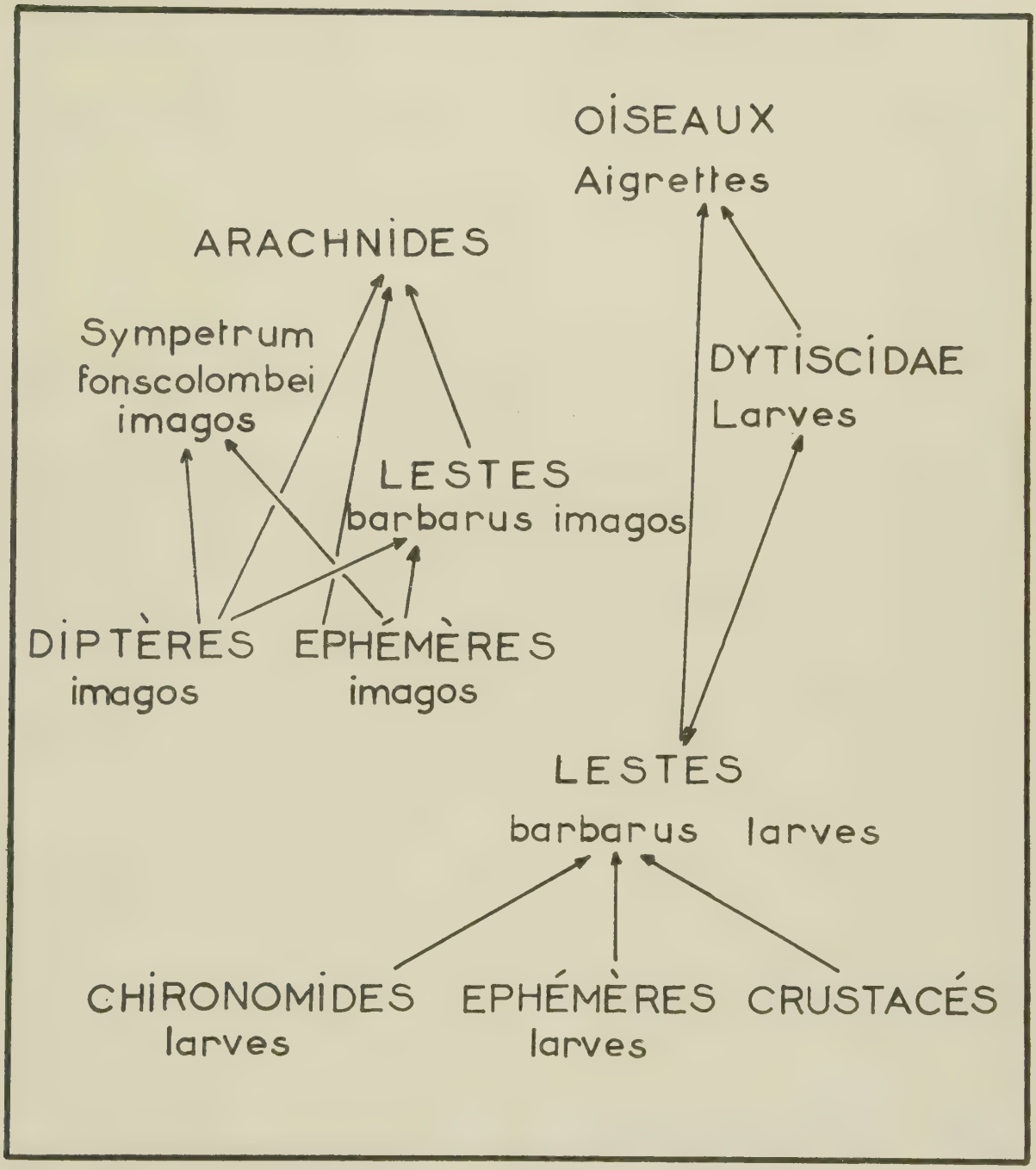


Fig. 21 - PLACE DES L. BARBARUS DANS LES CHAINES DE NOURRITURE

Les imagos ne sont pas l'objet d'une prédation importante, de la part des invertébrés ou des Vertébrés. Parmi les Araignées, seule Argiope brünnichi construit des toiles assez solides pour capturer des L. barbarus ; le fait a été observé quelquefois . Les autres Invertébrés ou Vertébrés n'ont jamais pu être notés comme prédateurs de L. barbarus.

La figure 21 résume, tant pour les larves que pour les imagos, les diverses relations prédateurs-proies dont le Lestes est, en Camargue, le centre.

o O o

L. barbarus est parasité par des Grégarines (1) : sur 50 individus examinés en 1958, 8 contenaient des parasites ; des 50 autres examinés en 1959, 11 contenaient des Grégarines.

Enfin, L. barbarus est parasité par des Hydracariens (2) : ce sont des larves d'Hydrachna sp., dont la détermination spécifique n'est pas possible. Ces larves d'Hydracariens apparaissent sur les imagos, principalement lorsqu'ils sont âgés : ainsi, deux mâles marqués le 21 mai 1956 étaient exempts de parasites lors du marquage, mais lors de leur recapture, le 13 juin, ils avaient, l'un trois larves d'Hydracariens, l'autre huit larves, toutes fixées à la face inférieure du thorax et sur les deux premiers segments abdominaux.

Le parasitisme par Hydracariens est fréquent chez L. barbarus ; en fin de période de vol, en 1958, plus de 50 % des individus capturés étaient parasités.

---

(1) restées indéterminées
(2) déterminés par Mr. Angelier.

CHAPITRE IV

ECOLOGIE DU PLATYCNEMIS ACUTIPENNIS

Ce Zygoptère, qui fait partie de la famille des Platycnemididae, appartient, comme le précédent, à la super-famille des Coenagrioidea Tillyard 1926.

Les Platycnemididae se distinguent immédiatement de tous les autres Zygoptères européens par la forme de la cellule discoidale, qui est rectangulaire tandis qu'elle est en trapèze chez tous les autres Coenagrioidea. De plus, les tibias des pattes meso-et metathoraciques sont fortement dilatés, surtout chez les mâles.

En Europe, les Platycnemididae ne sont représentés que par le genre Platycnemis Burm. 1839 qui possède trois représentants en France ; deux de ceux-ci sont abondants en Camargue (Pl. acutipennis Selys et Pl. latipes Rambur) alors que la troisième, la plus commune dans toute la France (Pl. pennipes Pallas), y fait presque totalement défaut. Elle n'a été observée qu'une seule fois aux bords du grand Rhône, en 1958.

A - LES POPULATIONS DE PLATYCNEMIS ACUTIPENNIS

1) Cycle annuel

a) PERIODE DE VOL DES IMAGOS

D'après Martin (1931), la période de vol du Pl. acutipennis commence aux environs du 15-20 mai et dure jusqu'en août. En Camargue, j'ai noté les dates suivantes d'apparition et de disparition :

année	apparition	disparition
1955	27 mai	17 juillet
1956	16 mai	27 juillet
1957	20 avril	11 juillet
1958	9 mai	20 juillet

En Dordogne, Platycnemis se rencontre encore beaucoup plus tardivement, jusqu'à la fin août (1956,1957).

Il vole en moyenne deux mois par an.

b) VARIATIONS DE LA PERIODE DE VOL

En 1955, 1956 et 1958, les premiers individus de Pl.acutipennis ont pris leur envol en mai ; en 1957, ils apparurent dès le 20 avril.

Les Platycnemis ne furent pas seuls dans ce cas : les premiers imagos d'Ischnura elegans s'envolaient dès le 14 mars 1957, au lieu du 17 avril 1956 et du 1 avril 1958. De même encore, chez les Zygoptères, Ischnura pumilio qui apparaissait le 28 mars 1957, au lieu du 25 avril 1956 et du 12 mai 1958. De semblables observations furent effectuées pour Coenagrion pulchellum (Zygoptères) et pour les Anisoptères suivants : Anaciaschna isosceles, Orthetrum cancellatum, Crocothemis erythraea, Sympetrum fonscolombei et striolatum.

Pour 9 des 36 espèces actuellement recensées de Camargue, il y a ainsi en 1957, une période de vol plus précoce d'un mois, tandis que les 27 autres apparaissaient aux dates habituelles. Or, les 9 premiers cités sont des Odonates qui prennent leur envol tôt au printemps ; les 27 autres, au contraire, sont ceux qui n'apparaissent que plus tardivement.

Les températures moyennes enregistrées de novembre à mars 1955 - 1956, 1956 - 1957 et 1957 - 1958 sont les suivantes :

	novembre	décembre	janvier	février	mars
1955 - 56	10	9,5	7,7	-0,6	10
1956 - 57	8	7,5	5,6	10,1	12,2
1957 - 58	10	7,07	6,75	8,6	8,9

Les moyennes de février et mars 1957 sont supérieures de plus de deux degrés à celles notées pour les mêmes mois les autres années (fig. 22). Une telle élévation de la température a provoqué la reprise soit des mues larvaires soit de la métamorphose à une date plus précoce. Les espèces qui, comme Pl. acutipennis, n'avaient plus qu'une seule mue larvaire à effectuer avant d'entrer en métamorphose imaginale, ont eu le temps, en deux mois de températures élevées de se transformer en adultes. Les autres espèces qui avaient encore plusieurs mues larvaires à réaliser avant de donner naissance aux imagos, ont pu les effectuer au moins en partie ; mais les températures furent par la suite (mai 1957) inférieures à celles des autres années (15,3 en 1957 au lieu de 17,3 en 1956 et de 17,47 en 1958), et les espèces à éclosion tardive n'ont pu profiter de l'avance prise en février et mars.

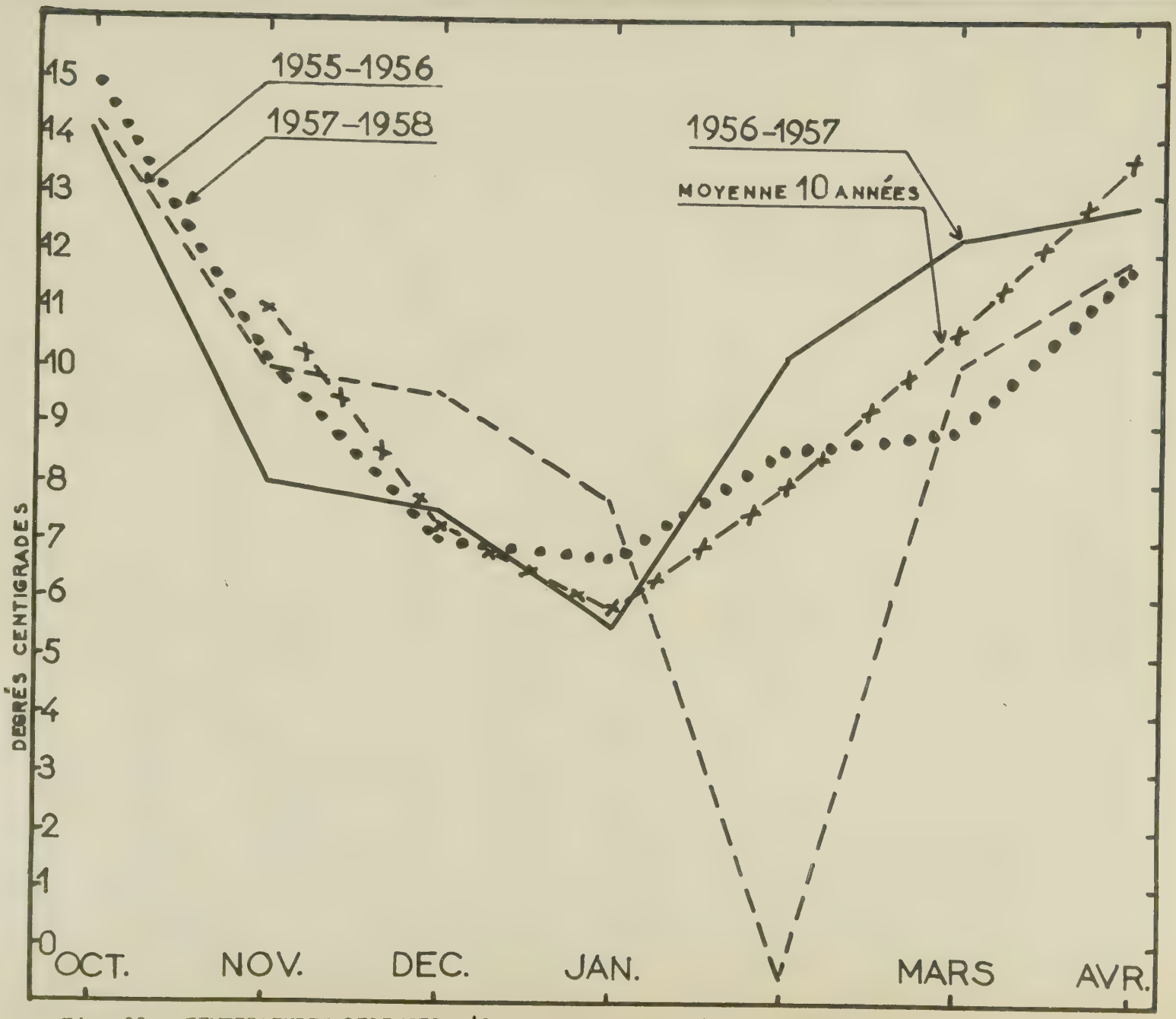
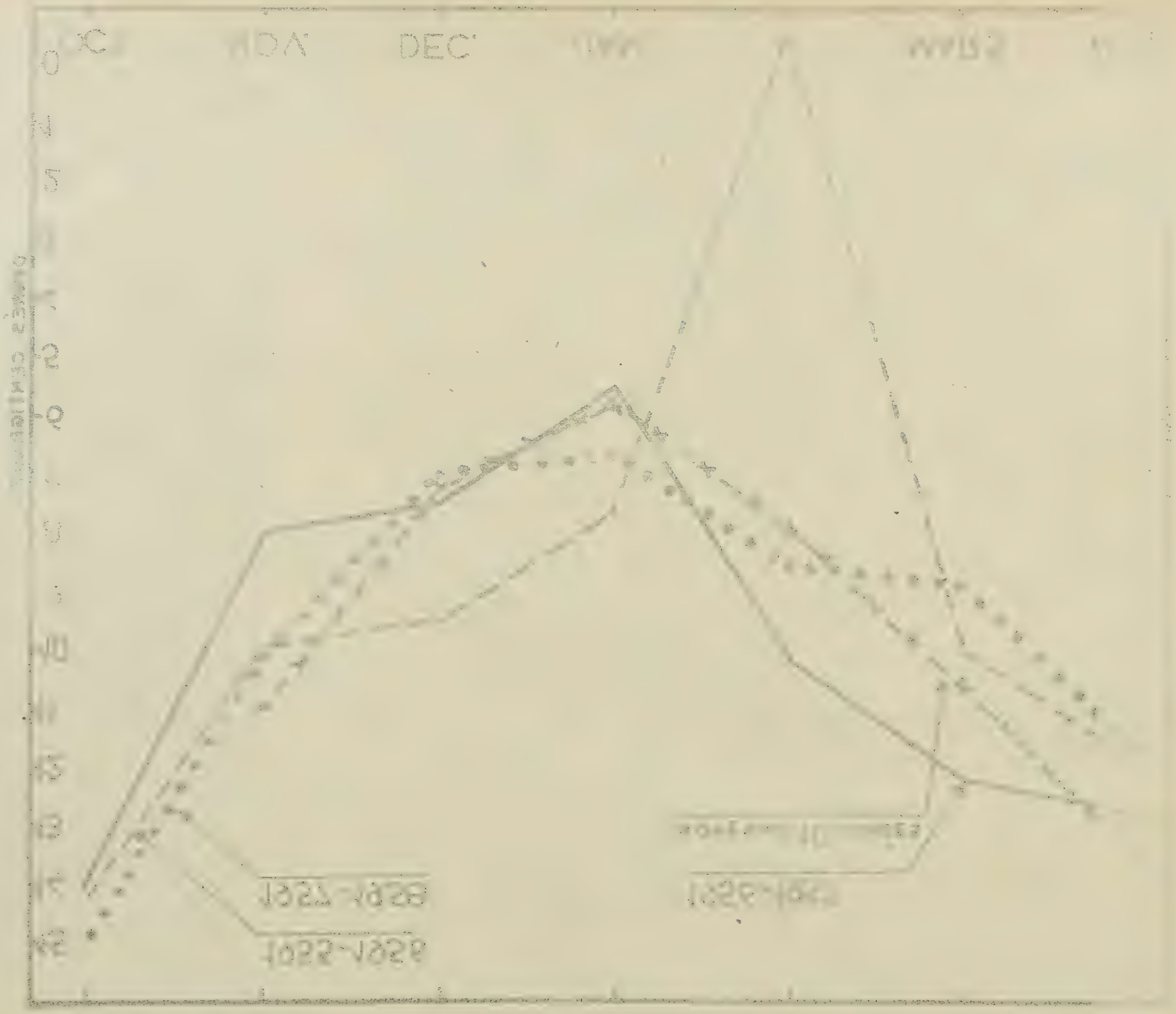


Fig. 22 - TEMPERATURES RELEVEES D'OCTOBRE A AVRIL - 1955 à 1958



c) PONTE ET DEVELOPPEMENT LARVAIRE

La ponte du Platycnemis s'effectue en tandem : la femelle se pose sur les parties de brindilles qui affleurent la surface de l'eau. Le mâle se tient, durant toute la ponte, perpendiculaire à la surface de l'eau, fixé par les cerques au pronotum et à la nuque de la femelle (fig. 23)

Celle-ci dépose ses oeufs en oblique par rapport à l'axe de la tige, par série de 3, ou plus rarement de 4, répétée de 3 à 5 fois (fig.23). Les séries sont effectuées sans que les femelles changent de place : elles insèrent les premiers oeufs en arquant relativement peu leur abdomen, puis rapprochent progressivement leur extrémité abdominale de leurs pattes.

Les oeufs pondus par Pl. acutipennis éclosent rapidement, en une quinzaine de jours environ.

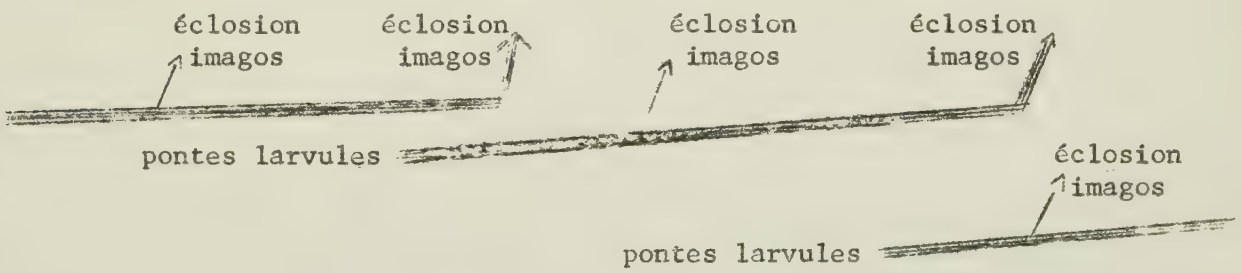
Le développement larvaire complet, à partir de l'oeuf, n'a jamais été réussi en laboratoire ; toutefois, une partie importante en a été obtenue en utilisant de jeunes larves prises dans leur milieu naturel, au mois de septembre. Elles ont donné naissance aux imagos en janvier et février de l'année suivante.

Les larves récoltées dans la nature en décembre et janvier appartiennent à 2 cétégories d'âge : les unes sont jeunes (stade 5-6), les autres âgées (avant-dernier stade). Les premières ne donneront naissance aux imagos que 16 ou 17 mois plus tard, tandis que les secondes fourniront la presque totalité des éclosions 4 ou 5 mois après.

Une petite fraction des larves qui ne devraient donner des imagos que 16 ou 17 mois plus tard achèvera sa croissance larvaire plus vite et des imagos en naitront 6 ou 7 mois après. Elle explique les éclosions observées en fin de période de vol.

Le développement larvaire du Platycnemis peut donc être schématisé de la façon suivante :

juin juillet ..... mai 1, juin 1, juillet 1,..... mai 2, juin 2, juillet 2



Les imagos qui volent chaque saison ont ainsi une double origine : la majorité, qui prend son vol dès le mois de mai, provient d'oeufs pondus deux ans plus tôt, tandisque la fraction qui éclot en juillet doit son origine à des oeufs pondus seulement un an auparavant.

d) VIEILLISSEMENT DES IMAGOS

Des changements importants survenant dans la coloration des individus en fonction de leur âge, il est aisé de suivre le vieillissement des imagos de Pl. acutipennis.

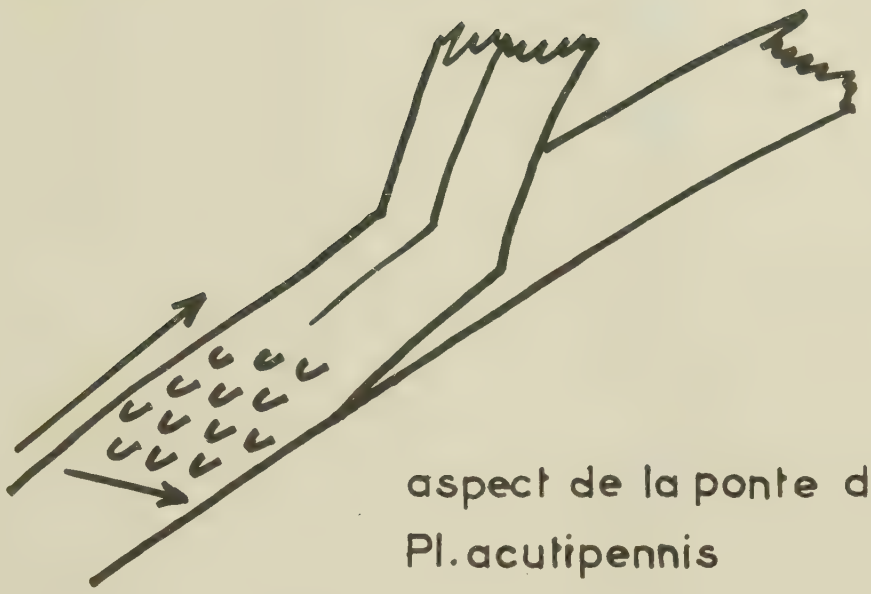
Aucun auteur ne s'est jamais préoccupé des variations de couleur que représente ce Platycnemis, alors que chacun des variants, chez les espèces voisines, a reçu un nom (1)

Chez le mâle, on note, lors de l'éclosion et pendant les 4 premiers jours de leur existence, une couleur uniforme et des téguments particulièrement fragiles ; les yeux sont de la même teinte que le corps, brun orangé clair. Une légère pigmentation noire apparait dorsalement en 2 lignes parallèles, sur les huitième et neuvième segments abdominaux, dès le troisième jour. Cette coloration, qui s'étendra plus tard (environs du huitième jour) jusque sur la base du septième segment, se précisera pour devenir très franchement noire entre le dixième et le douzième jour. A la même époque, l'abdomen, dont les téguments se sont affermis depuis le cinquième jour, se colore en rouge-orange très vif et les yeux deviennent bleu clair. Le reste de la tête et le thorax prennent également la couleur de l'abdomen tandis que les faces inférieures des pattes restent blanchâtres. Les mâles ont alors atteint leur maturité sexuelle. Ces couleurs se ternissent chez les individus âgés, à partir du vingtième jour environ.

Chez les femelles, les variations de couleur paraissent également imputables à la seule maturité plus ou moins avancée. Les téguments restent délicats durant les premiers jours (4 jours comme pour les mâles), et leur coloration est absolument identique à celle des mâles de cet âge.

---

(1) Pour Pl. pennipes ce fut Selys qui, il y a déjà un siècle, dénomma chaque variation, et Navas fit de même pour Pl. latipes au début de ce siècle. Mais, dès 1898, Bentivoglio démontrait que les variétés lactea et bilineata de Pl. pennipes représentaient, en réalité, de simples degrés différents de maturité.



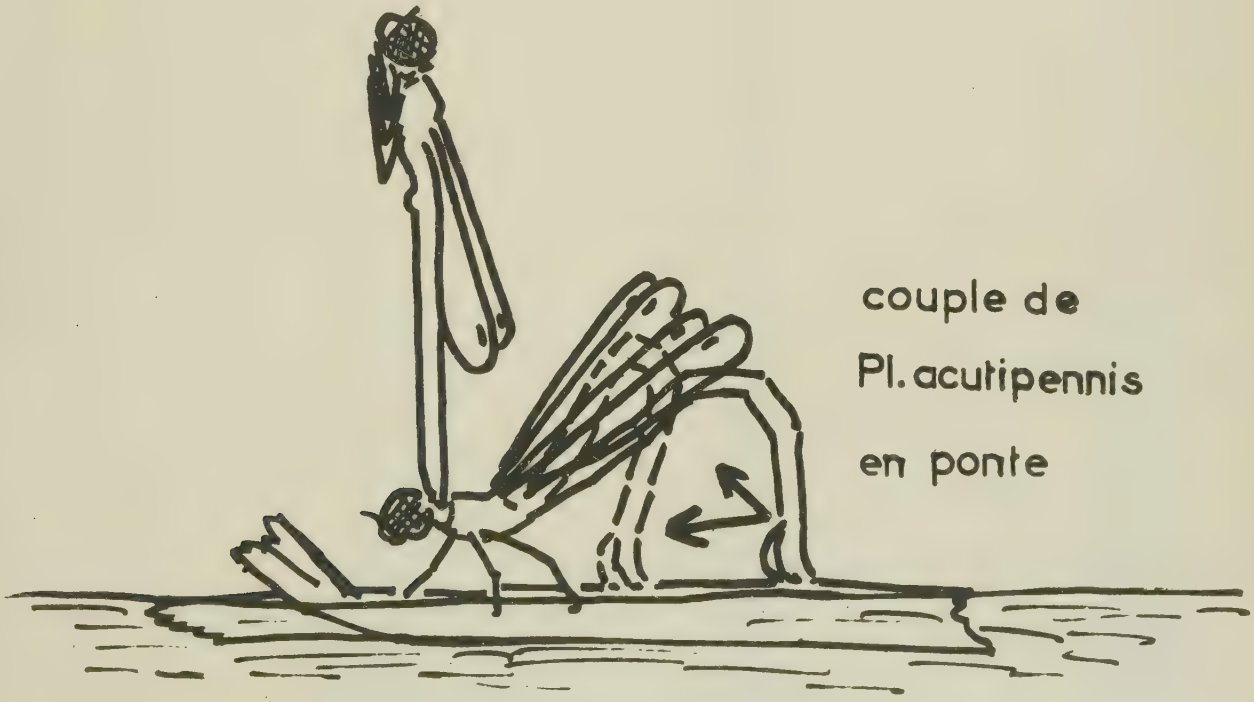
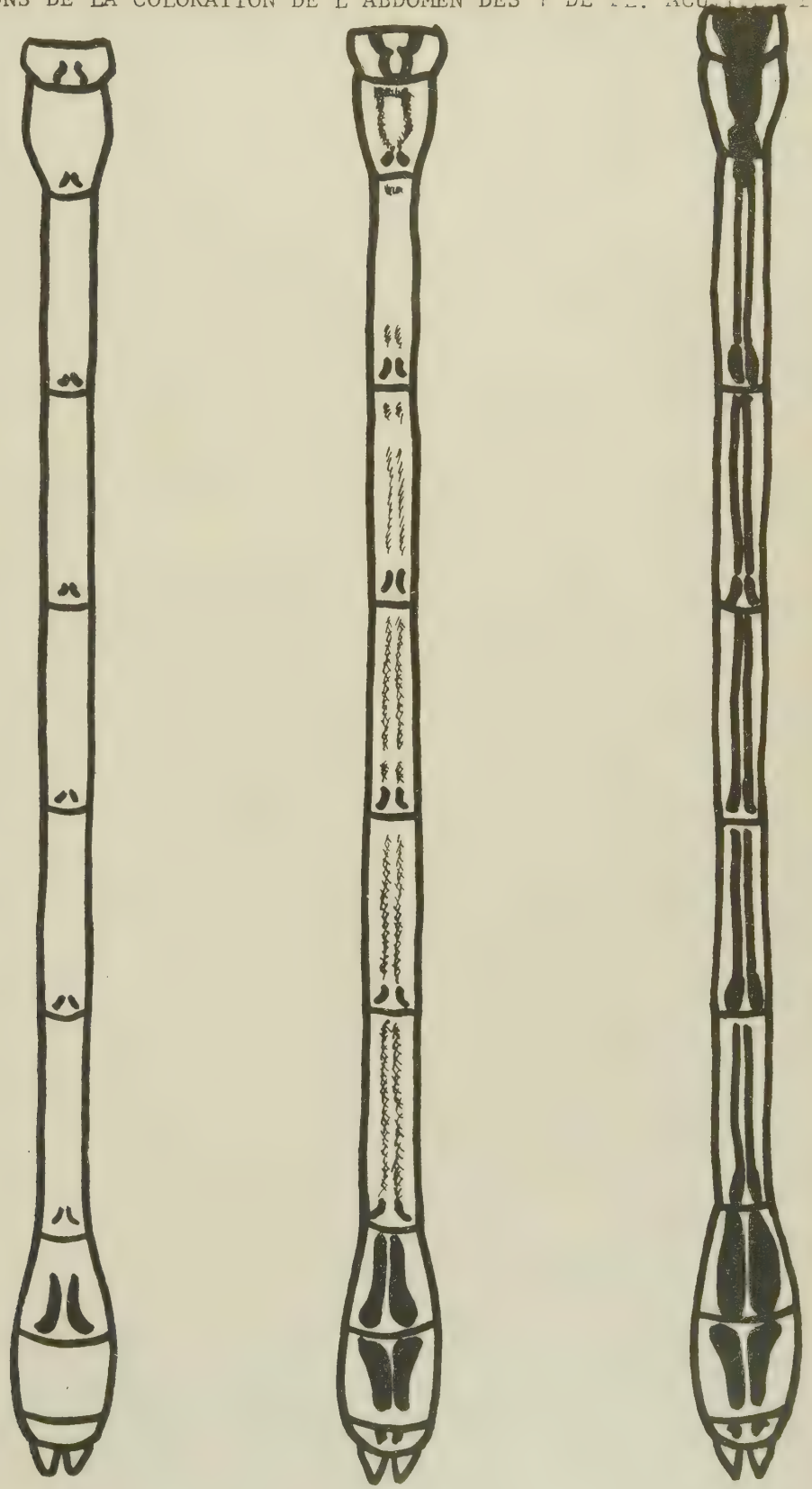


Fig. 23 - PONTE DES PLATYCNEMIS ACUTIPENNIS

Fig. 24 - VARIATIONS DE LA COLORATION DE L'ABDOMEN DES ♀ DE [illegible]



Ce n'est qu'à partir du cinquième jour qu'apparaissent dorsalement, sur le huitième segment abdominal, deux traits brun-foncé, sensiblement parallèles. En outre, à la base de chacun des 7 premiers segments, deux points de couleur légèrement plus sombre que le coloris général font en même temps leur apparition. Dans les jours suivants, l'abdomen trouve peu à peu sa rigidité et la teinte générale vire au brun-orange mat. Les traits noirs se précisent, non seulement sur le huitième segment, mais aussi sur le neuvième, de même que sur les 7 premiers, où le noir est cependant moins franc (environ du dixième au douzième jour). Cette coloration, qui est celle des femelles qui ont atteint leur maturité sexuelle, demeure plus d'une semaine sans se modifier, si ce n'est un assombrissement de la teinte de fond. Celles qui vivent plus de 20 jours présentent un dernier stade, légèrement différent, de pigmentation : toutes les lignes dorsales de l'abdomen sont devenues noires (fig. 24), comme l'étaient auparavant celles des segments 8 et 9.

Chez les femelles, quel que soit le degré de maturité, les yeux restent de la couleur du corps.

e) COMPORTEMENTS DES LARVES ET DES IMAGOS

L'observation du comportement larvaire n'a été faite qu'en aquarium, ce qui limite sa valeur.

Comme celles de Lestes barbarus, jamais les larves de Pl. acutipennis ne capturent leurs proies en la localisant avec les antennes ; la localisation antennaire semble bien être le fait des seuls Calopteryx, genre primitif d'Odonates. Chez Platycnemis, comme chez Lestes, elle est exclusivement visuelle.

Le moindre objet qui se déplace dans l'eau provoque la projection du masque : si une larve de Chironomide, par exemple, remue à une faible distance (de 1 à 15 mm environ), la larve du Zygoptère tente de s'en saisir, sans toujours y parvenir. Elle effectue des tentatives analogues même si le corps qui se déplace dans son champ visuel ne peut être utilisé comme proie : une graine de Taraxacum, à aigrette, qui coulait lentement en passant à proximité (1 cm environ) de la tête d'une larve de Pl. acutipennis fut saisie une première fois puis relâchée, resaisie ensuite dès qu'elle fut à nouveau en mouvement, relâchée, etc. jusqu'à ce que la graine se fut posée au fond de l'aquarium. La larve, qui se trouvait à l'affût sur une branche à plusieurs centimètres au dessus du fond, a donc poursuivi la graine, attirée uniquement par son lent déplacement vers le fond.

Une proie vivante (Branchippe, larve de Chironomide) qui vient toucher brusquement la tête ou les pattes d'une larve de Pl. acutipennis, provoque sa fuite brutale.

Au contraire de ce qui a été observé chez Lestes barbarus, les mouvements saccadés du corps ne s'effectuent pas, au moment des mues larvaires, ou au moment de la métamorphose imaginale, dans un plan vertical, mais dans un plan horizontal, comme pour les Coenagriidae (fig. 15).

Le comportement des imagos a pu être étudié dans la nature.

L'activité propre à chaque sexe varie au cours de la journée : le matin, on rencontre surtout les mâles qui se déplacent activement à la recherche des femelles pour s'accoupler avec elles, tandis que l'après midi ce sont surtout ces dernières que l'on voit. Elles ne se déplacent guère, mais forment des groupements que j'ai fréquemment observés.

Dans des emplacements bien exposés, au soleil et à l'abri du vent, on peut rencontrer jusqu'à 7-8 femelles sur une surface d'environ 1/4 de mètre carré. Il n'y a, dans ces emplacements, que des femelles de Pl. acutipennis et je n'ai jamais pu observer qu'un mâle de l'espèce, ou qu'un individu d'une autre, puisse s'en approcher sans en être immédiatement chassé. Dès qu'un mâle arrive à proximité d'une femelle, celle-ci relève son abdomen en écartant les ailes, tout en se dressant sur ses pattes (photo 5). Si le mâle continue d'approcher, la femelle quitte alors son support et se jette sur l'intrus, les pattes médianes et postérieures dépliées, l'extrémité de l'abdomen relevée. Le mâle, généralement, ne fait pas face et poursuit son chemin : si celui-ci traverse la colonie des femelles, la plus proche répète le manège et le mâle se trouve conduit successivement par les femelles hors de leur emplacement d'élection. Si c'est une femelle qui s'approche de la colonie, la plus proche prend exactement la même position que pour un mâle, mais ne quitte pas son support. La nouvelle arrivante est acceptée, à condition de se poser à une certaine distance des autres femelles.

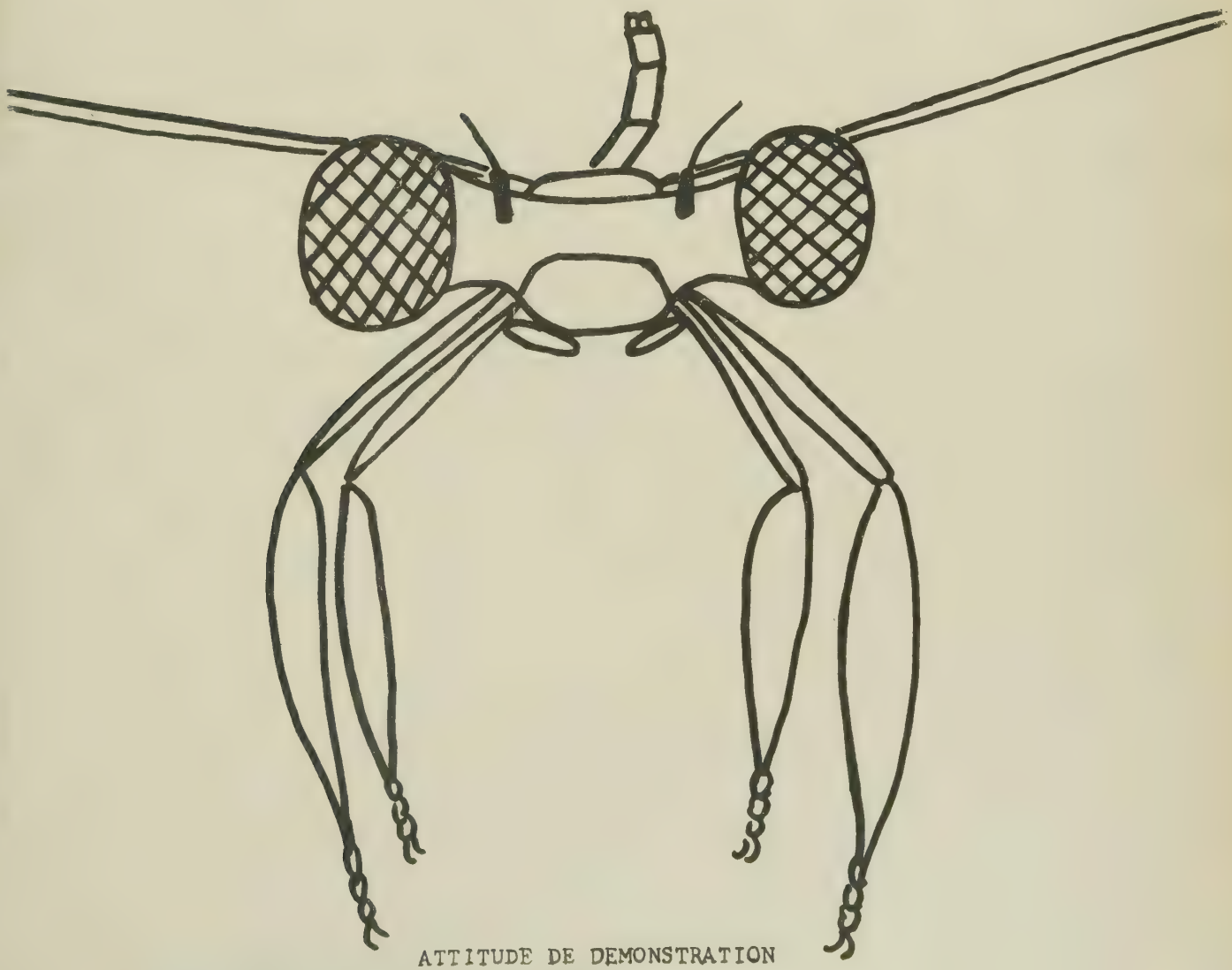
Il y a, en effet, entre les femelles, des "distances" qui doivent être respectées et qui sont constantes. Le plus souvent, tous les membres des groupements sont éloignés les uns des autres de 20 cm environ, mais il peut arriver, lorsque la colonie est dérangée qu'elles soient beaucoup plus réduites et ne dépassent pas 10 cm. Dans ce cas, au moindre mouvement de l'une des femelles, toutes les voisines écartent les ailes et redressent l'abdomen, tandis que, si l'écart est de l'ordre de 20 cm entre les individus, les voisines ne bougent pas lorsqu'une d'entre elles se déplace.

De tels groupements sont très éphémères, et le nombre des femelles est variable à chaque instant. Pendant quelques minutes, elles chassent des moucherons, revenant les manger sur leur support, toujours le même. Puis, sans raison apparente, elles quittent ce support pour chasser une nouvelle proie et se posent ailleurs, soit dans la même zone, soit en dehors. Il est rare, dans la seconde alternative, qu'elles restent seules dans une région : volant de branche en branche, capturant à chaque fois une nouvelle proie, elles gagnent un autre emplacement déjà colonisé par d'autres femelles.

L'arrivée d'un Libellulidae (Libellula fulva, Orthetrum cancellatum) qui vient se poser au milieu d'un groupe, a presque toujours pour résultat de le disperser ; les femelles qui le composaient cherchent alors de nouveaux emplacements.

Les mâles, durant l'après midi, continuent à se déplacer comme le matin, mais de façon beaucoup moins active, se posant de support en support

POSITION NORMALE DE VOL



ATTITUDE DE DEMONSTRATION

Fig. 25 - ATTITUDES AU VOL DE Pl. ACUTIPENNIS

Le comportement des imagos a pu être étudié dans la nature.

L'activité propre à chaque sexe varie au cours de la journée : le matin, on rencontre surtout les mâles qui se déplacent activement à la recherche des femelles pour s'accoupler avec elles, tandis que l'après midi ce sont surtout ces dernières que l'on voit. Elles ne se déplacent guère, mais forment des groupements que j'ai fréquemment observés.

Dans des emplacements bien exposés, au soleil et à l'abri du vent, on peut rencontrer jusqu'à 7-8 femelles sur une surface d'environ 1/4 de mètre carré. Il n'y a, dans ces emplacements, que des femelles de Pl. acutipennis et je n'ai jamais pu observer qu'un mâle de l'espèce, ou qu'un individu d'une autre, puisse s'en approcher sans en être immédiatement chassé. Dès qu'un mâle arrive à proximité d'une femelle, celle-ci relève son abdomen en écartant les ailes, tout en se dressant sur ses pattes (photo 5). Si le mâle continue d'approcher, la femelle quitte alors son support et se jette sur l'intrus, les pattes médianes et postérieures dépliées, l'extrémité de l'abdomen relevée. Le mâle, généralement, ne fait pas face et poursuit son chemin : si celui-ci traverse la colonie des femelles, la plus proche répète le manège et le mâle se trouve conduit successivement par les femelles hors de leur emplacement d'élection. Si c'est une femelle qui s'approche de la colonie, la plus proche prend exactement la même position que pour un mâle, mais ne quitte pas son support. La nouvelle arrivante est acceptée, à condition de se poser à une certaine distance des autres femelles.

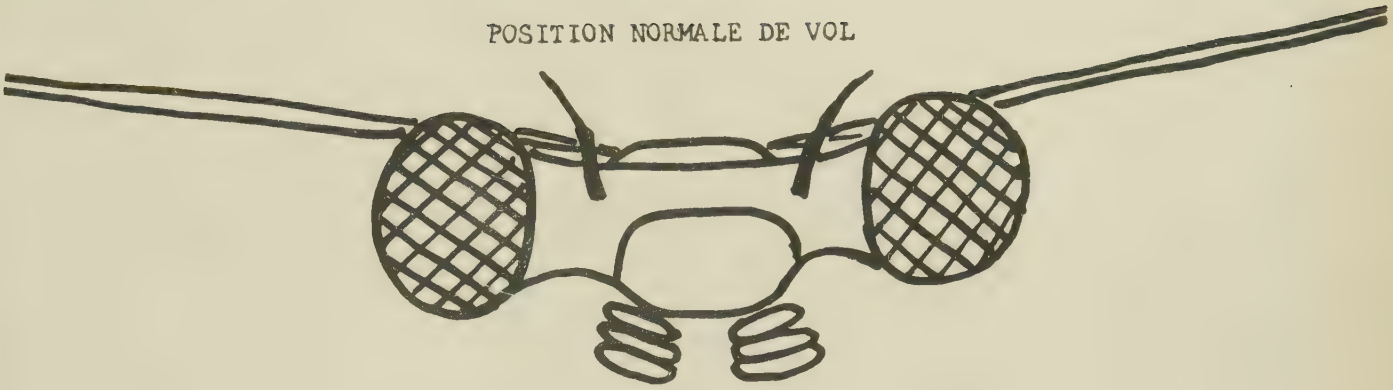
Il y a, en effet, entre les femelles, des "distances" qui doivent être respectées et qui sont constantes. Le plus souvent, tous les membres des groupements sont éloignés les uns des autres de 20 cm environ, mais il peut arriver, lorsque la colonie est dérangée qu'elles soient beaucoup plus réduites et ne dépassent pas 10 cm. Dans ce cas, au moindre mouvement de l'une des femelles, toutes les voisines écartent les ailes et redressent l'abdomen, tandis que, si l'écart est de l'ordre de 20 cm entre les individus, les voisines ne bougent pas lorsqu'une d'entre elles se déplace.

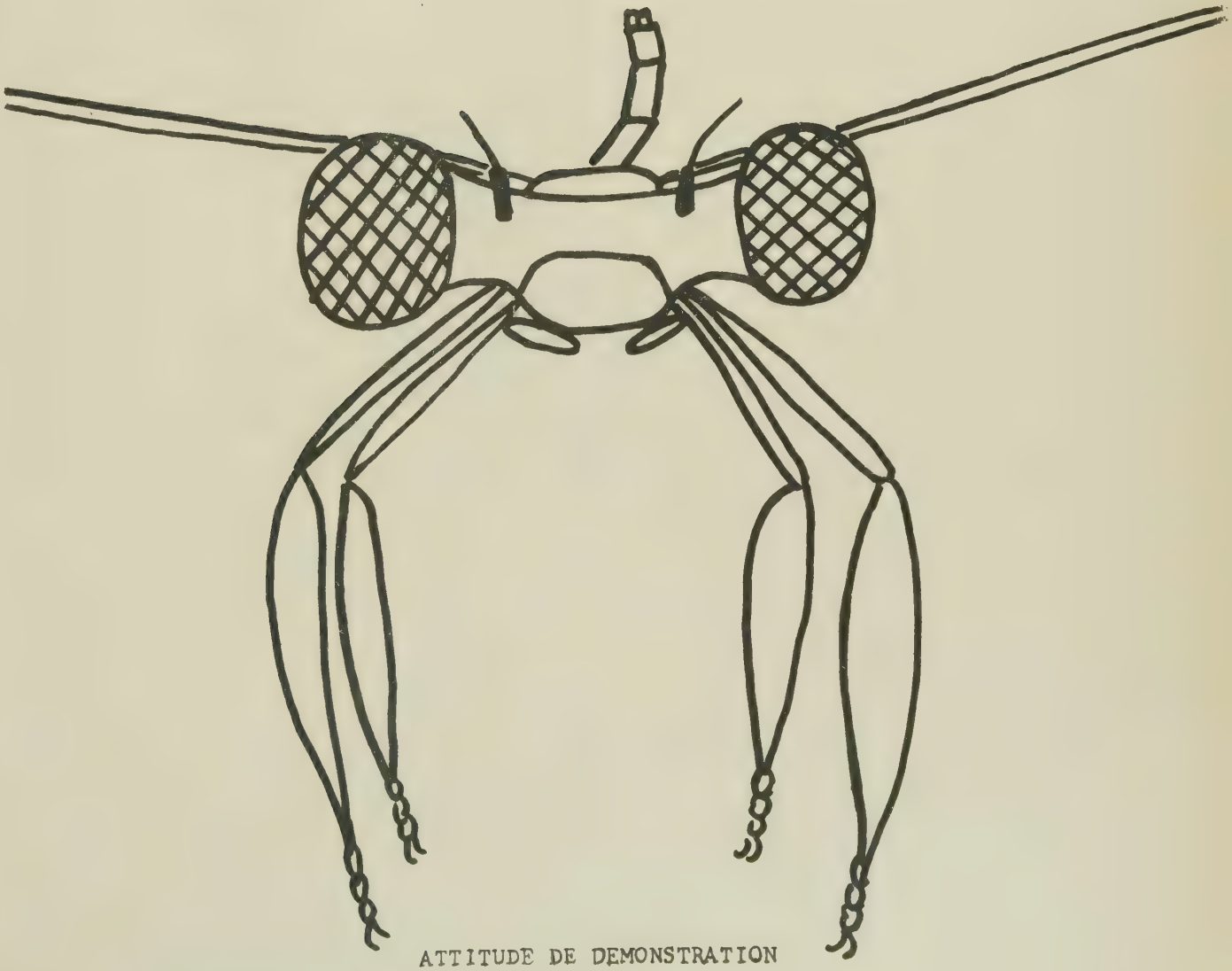
De tels groupements sont très éphémères, et le nombre des femelles est variable à chaque instant. Pendant quelques minutes, elles chassent des moucherons, revenant les manger sur leur support, toujours le même. Puis, sans raison apparente, elles quittent ce support pour chasser une nouvelle proie et se posent ailleurs, soit dans la même zone, soit en dehors. Il est rare, dans la seconde alternative, qu'elles restent seules dans une région : volant de branche en branche, capturant à chaque fois une nouvelle proie, elles gagnent un autre emplacement déjà colonisé par d'autres femelles.

L'arrivée d'un Libellulidae (Libellula fulva, Orthetrum cancellatum) qui vient se poser au milieu d'un groupe, a presque toujours pour résultat de le disperser ; les femelles qui le composaient cherchent alors de nouveaux emplacements.

Les mâles, durant l'après midi, continuent à se déplacer comme le matin, mais de façon beaucoup moins active, se posant de support en support

POSITION NORMALE DE VOL





ATTITUDE DE DEMONSTRATION

Fig. 25 - ATTITUDES AU VOL DE Pl. ACUTIPENNIS

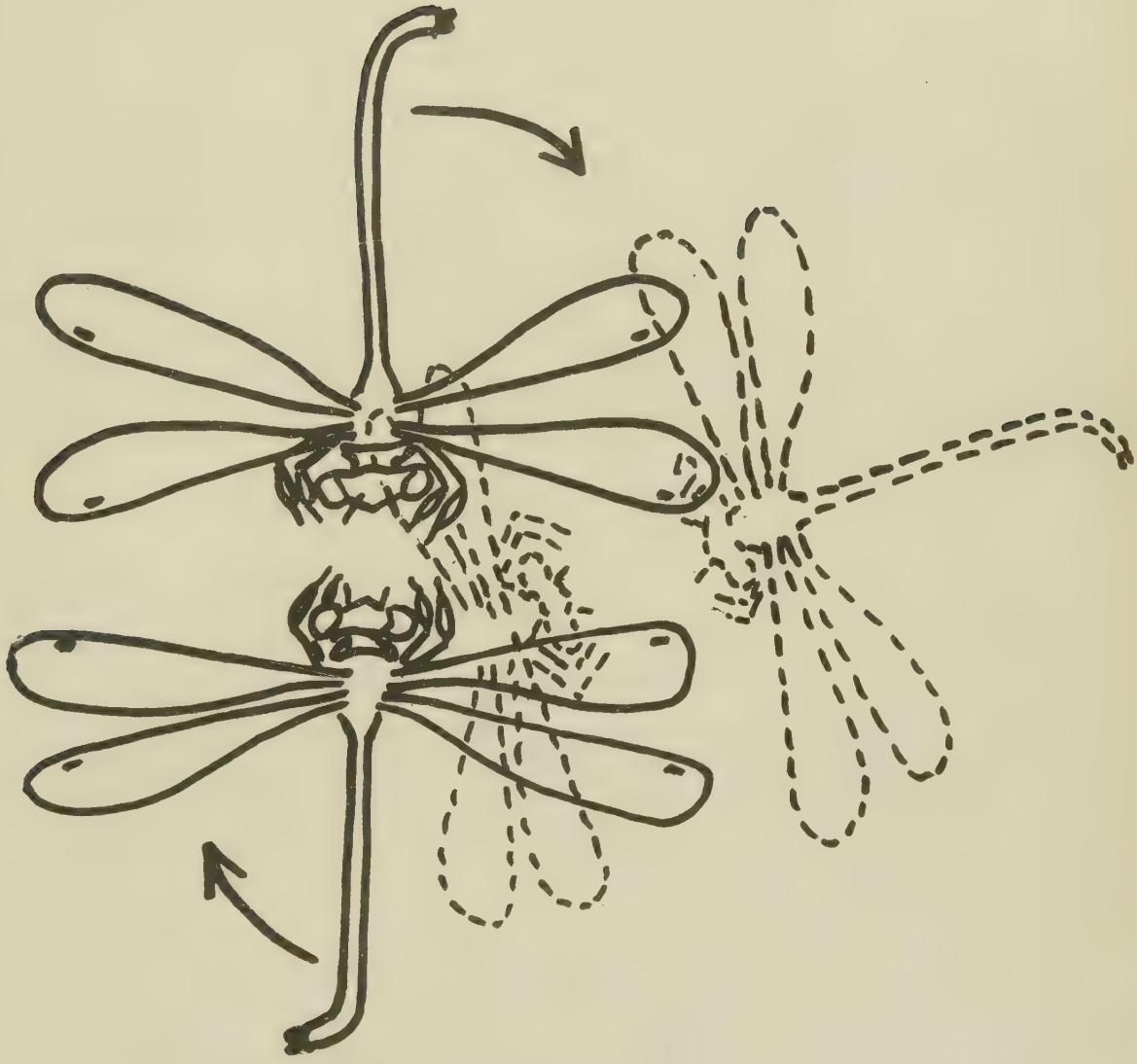


Fig. 26 - "MANEGE" EN VOL CHEZ PL. ACUTIPENNIS

pour mastiquer les proies prises au vol. Jamais de groupements de mâles n'ont été observés.

Il existe, chez les mâles, une attitude démonstrative qui ressemble à celle des femelles, mais que je ne puis rattacher à aucun comportement précis. Au cours de leurs déplacements, dès qu'ils rencontrent un autre individu de leur espèce, quel que soit son sexe, ou un individu d'une autre espèce, ils relèvent leur abdomen et déplient leurs pattes méso- et métathoraciques, normalement repliées en vol (fig. 25), ce qui leur confère un aspect étrange à cause des couleurs vives et tranchées des pattes et de l'abdomen. Cette attitude n'a été observée que chez les Platycnemis.

Le manège, en présence de mâles de l'espèce, est particulier : si 2 mâles, en effet, viennent à se rencontrer, chacun prend l'attitude précédemment décrite. Voletant sur place, face à face, ils décrivent ainsi des arcs de cercle ; ce manège ne se termine que par la fuite brusque de l'un des antagonistes (fig. 26).

Il arrive parfois, lorsque l'individu rencontré par le mâle est une femelle de son espèce, qu'il y ait accouplement.

Buchholtz (1956) dans son étude du comportement de Pl. pennipes et dealbata ne mentionne pas de semblable comportement ; mais cet auteur a limité ses observations au seul comportement sexuel.

2) Structure des populations

a) VARIATIONS DES EFFECTIFS D'IMAGOS

Le nombre des individus varie chaque année au cours de la saison ; son étude ne sera faite qu'avec la dynamique des populations.

Les effectifs, chez Pl. acutipennis, au contraire de ce qui a été observé chez Lestes barbarus, restent identiques chaque année. Etant donnée la stabilité du milieu colonisé par les larves, il ne fallait pas s'attendre à de fortes différences de densité de peuplement d'une année sur l'autre.

Les dénombrements, effectués lors du maximum des effectifs, ont donné les nombres suivants : (1)

1955	24 individus le 20 juin	(♂ 14, ♀ 10)
1956	28 individus le 20 juin	(♂ 14, ♀ 14)
1957	29 individus le 21 mai	(♂ 16, ♀ 13)
1958	28 individus le 9 juin	(♂ 17, ♀ 11)

---

(1) Dénombrements effectués sur une bande de 25 m de long et 1 m de large.

b) SEX-RATIO LARVAIRE

La difficulté de la prospection des biotopes colonisés par les larves de Pl. acutipennis fait, qu'au contraire des Lestes barbarus, nous ne disposons d'aucun renseignement valable sur le sex-ratio larvaire.

c) SEX-RATIO DES IMAGOS

Pour les imagos, les nombres suivants d'individus de chaque sexe ont été capturés durant les deux mois de marquage :

mâles : 920 individus, femelles : 752 individus.

Il y a donc, dans les captures, un nombre plus important de mâles que de femelles, Toutefois, les différences d'activité liées au sexe influencent les captures : celles du matin, les plus nombreuses, sont nettement en faveur des mâles (660, pour 473 femelles), tandis que celles de l'après midi sont légèrement en faveur des femelles (274 pour 260 mâles). Aussi peut-on penser que le sex-ratio n'est probablement pas différent de 1 pour la colonie étudiée.

Le sex-ratio ne se modifie pas de façon appréciable durant toute la période de vol du Platycnemis (fig. 28). les deux sexes apparaissent en même temps et leurs effectifs évoluent de manière identique durant les deux mois de vol de l'espèce.

d) CATEGORIES D'AGES

L'étude des catégories d'âges, chez les larves, a permis de mettre en évidence que le développement exigeait normalement deux ans, mais qu'un faible pourcentage d'individus l'achevait en un an.

Les imagos ne volent que deux mois environ, pendant lesquels les proportions d'individus immatures et matures varient constamment. Les marquages effectués dans la colonie de l'Aube de Bouic en 1958 permettent de suivre de façon quantitative les variations du rapport

$$\frac{\text{individus immatures}}{\text{individus matures}}.$$

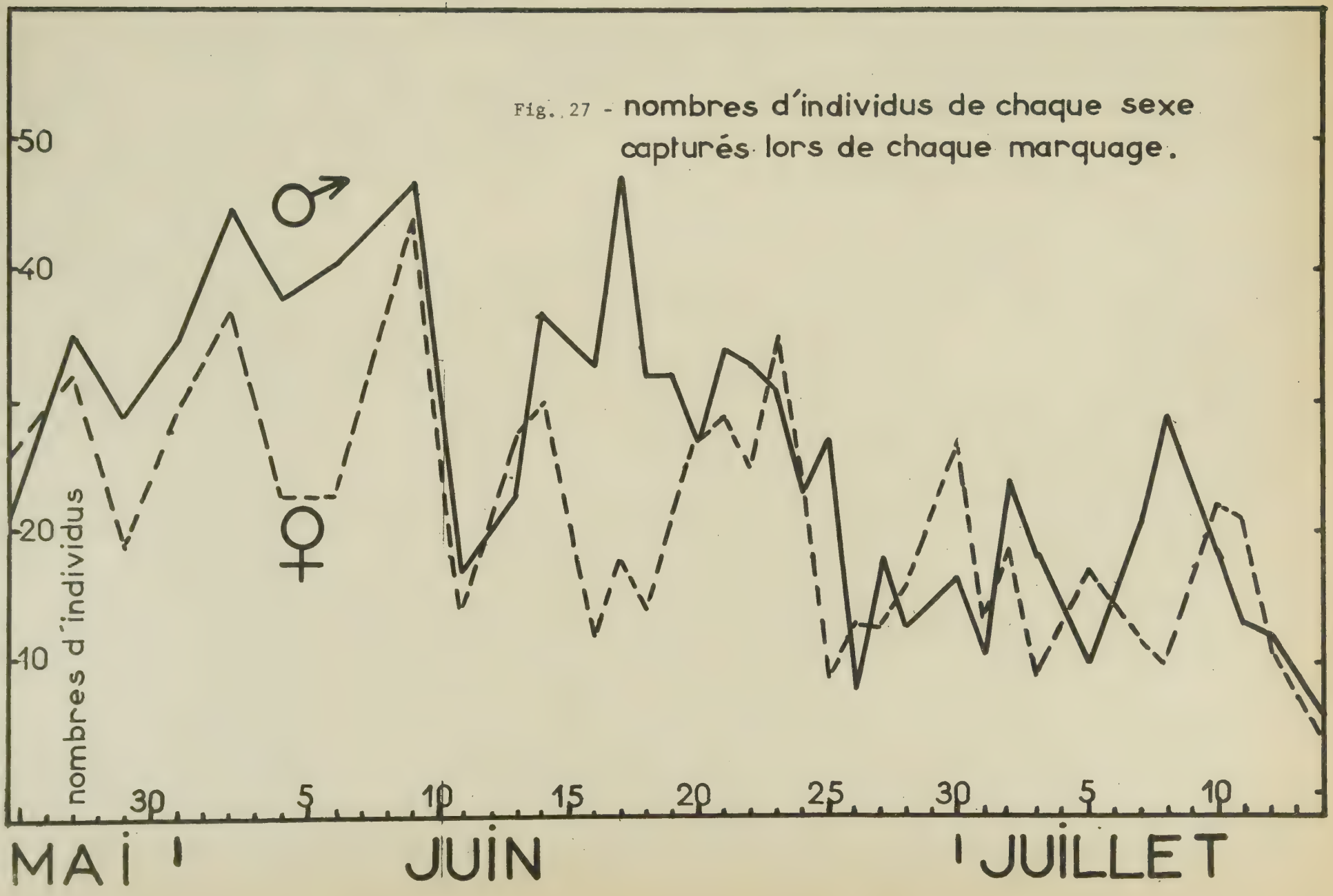


Fig. 27 - nombres d'individus de chaque sexe capturés lors de chaque marquage.

dates	mâles		femelles	
	immatures	matures	immatures	matures
12 mai 1958	3		15	
15 mai	12	1	9	
19 mai	6		3	1
23 mai	8	4	18	4
27 mai	27	8	27	5
29 mai	25	4	17	2
31 mai	28	7	23	6
2 juin	34	11	31	6
4 juin	25	13	17	6
6 juin	20	21	19	4
9 juin	13	34	16	28
11 juin	5	12	3	11
13 juin	6	17	8	19
14 juin	8	29	7	23
16 juin	9	24	10	2
17 juin	6	41	8	10
18 juin	10	22	5	9
19 juin	7	25	8	14
20 juin	10	17	11	16
21 juin	11	23	7	22
22 juin	9	24	8	17
23 juin	3	28	4	31
24 juin	6	17	9	15
25 juin	3	24	6	3
26 juin	1	7	2	11
27 juin	4	14	4	9
28 juin	3	10	-	16
30 juin	5	12	5	22
1 juillet	3	8	5	8
2 juillet	2	22	2	17
3 juillet	2	18	5	4
5 juillet	1	9	1	16
7 juillet	2	19	2	10
8 juillet		29	-	10
10 juillet		18	-	22
11 juillet	1	12	-	21
12 juillet		12	-	12
14 juillet		6	-	5

Au début de la période de vol, on ne rencontre que des immatures, mais rapidement les premiers matures font leur apparition et leur nombre augmente ensuite régulièrement ; peu à peu les immatures se font moins nombreux et ce n'est que peu avant la fin de la période de vol qu'ils ont totalement disparu.

3) Dynamique des populations d'imagos

a) AGES DE LA COLONIE

La vie d'une colonie de Platycnemis, comme celle de toute population animale, peut être divisée en trois parties successives : celle d'immaturité, puis celle de maturité ou d'équilibre, et enfin celle de décadence ou de sénilité.

Jusqu'au 2 juin, le nombre des individus capturés augmente régulièrement (1), sans que le nombre des reprises se modifie : nous avons donc, du 9 mai au 2 juin, la période d'immaturité de la colonie. (fig. 27).

Du 2 au 28 juin, les nombres d'individus capturés restent comparables entre eux, tandis que les nombres de reprises augmentent régulièrement, traduisant la stabilité de la colonie, donc la période de maturité.

Le pourcentage des reprises, après le 28 juin, tombe brusquement de plus de la moitié de sa valeur (75 % le 28 juin à 35 % le 30) ; des pluies importantes sont à l'origine de la forte disparition des individus âgés. Les reprises, par la suite sont assez variables en nombre mais ne reprennent pas leur augmentation régulière, traduisant le fait que les disparitions ne sont plus compensées par les apparitions d'individus jeunes.

La période de décadence de la colonie des Pl. acutipennis étudiée débute donc le 30 juin.

b) FECONDITE

L'estimation du nombre d'oeufs pondus chaque année est délicate : en effet la ponte n'a pas lieu durant toute la période de vol, et pendant le temps où les femelles pondent, leur nombre varie en fonction des conditions atmosphériques ; un bon ensoleillement favorise les accouplements et la ponte.

Il est, par contre, possible d'estimer de deux manières le nombre d'oeufs pondus par chaque femelle.

La première consiste à compter les oeufs contenus dans l'abdomen. Le résultat n'est satisfaisant que si la femelle vient d'achever sa maturation si elle n'a pas encore pondu et si l'on est sûr que pendant sa maturité il n'y a plus d'ovogénèse : le nombre des oeufs qui est alors compté correspond

---

(1) Le trajet étant fixe, les nombres d'individus capturés chaque jour sont comparables entre eux.

au maximum de ce qu'une femelle peut pondre durant toute sa période de vol. Le nombre d'oeufs ainsi comptés est voisin de 250 par femelle.

La seconde technique d'estimation est basée sur l'observation des habitudes de ponte de l'espèce. Soixante dix sept couples ont été suivis durant leur ponte sur des végétaux placés à leur intention : vingt et un n'ont laissé aucune trace visible de ponte sur les rameaux de Scirpus ; les cinquante six autres ont effectivement pondu.

Il n'y a qu'un seul oeuf par trou de ponte : neuf à vingt oeufs sont ainsi déposés à chaque emplacement où le couple se pose ; il en effectue au minimum cinq différents et au maximum une dizaine. On peut donc estimer que la ponte par jour et par femelle est comprise entre 45 et 200 oeufs.

Comme chaque femelle pond tous les jours où le temps est favorable, que sa longévité moyenne est voisine de 10 jours, et que, suivant les conditions météorologiques, elle peut pondre de 8 à 10 fois pendant ce laps de temps, sa ponte totale sera de 360 oeufs au minimum et de 2 000 au maximum.

En confrontant les deux méthodes d'estimation, on peut évaluer à 250 au minimum le nombre des oeufs pondus chaque année par une femelle de Platycnemis et le maximum à 2 000 environ.

c) MORTALITE

Deux aspects différents de cette question doivent être examinés séparemment : en premier lieu la mortalité des imagos eux-mêmes, et en second lieu celle qui survient entre la ponte et l'éclosion des imagos.

Pour la population de Platycnemis de l'Aube de Bouic, la grille des captures (fig. 27), n'a été établie que pour la période qui s'étend du 27 mai au 14 juillet ; les marquages ont cependant débuté le 12 mai, mais les nombres sont trop peu importants au commencement et les jours de marquage trop espacés pour les incorporer dans le "treillis".

On constate que, jusqu'au 22 juin exclu, si on lit les diagonales de droite à gauche, les valeurs des fréquences relatives sont croissantes et expriment des apports importants de nouveaux individus, qui ne se manifestent plus, par la suite, de manière évidente que le 30 juin.

Si nous lisons les diagonales de la gauche vers la droite, nous notons une augmentation des fréquences relatives de recapture particulièrement nette à partir du 22 juin, ce qui exprime une "disparition" importante des individus marqués. Comme à cette date la population étudiée, est déjà âgée, il y a tout lieu de penser que cette disparition est due à la mortalité : le 21 juin est donc une date cruciale pour cette population de Platycnemis acutipennis. Avant, les apports résultants des éclosions et de l'immigration compensent la disparition ; après, la mortalité l'emporte de façon très nette sur les éclosions, même les 30 juin et 1 juillet, malgré les apports d'immatures non marqués.

o O o

Les marquages et les reprises permettent de connaitre et de suivre le taux de disparition. Corbet (1952), en Angleterre, a déjà utilisé cette méthode pour une espèce de Zygoptère, Pyrrhosoma nymphula Sulz., et considère qu'il obtient des résultats exacts à condition de suivre des colonies isolées et de commencer le marquage dès l'apparition des imagos.

En Camargue, les colonies de Platycnemis sont assez proches les unes des autres : la colonie la plus voisine de celle étudiée n'en est qu'à 500 mètres environ (Fumemorte). Cependant, aucun individu marqué n'y a été repris et l'on peut donc conclure qu'elles sont réellement isolées l'une de l'autre ;la distance de 500 mètres est supérieure à la distance parcourue par les Pl. acutipennis immatures lorsqu'ils s'éloignent des eaux où ils sont nés. On peut ainsi éliminer le facteur "migration lointaine" du taux de disparition des immatures et considérer que toutes les disparitions sont dues soit à la mortalité soit à des migrations à courte distance.

Des 1672 Platycnemis marqués, 634 l'on été pendant qu'ils étaient immatures (319 mâles et 315 femelles), 61 d'entre eux, 27 mâles et 34 femelles, ont été repris : en pourcentages, les reprises pour les immatures sont de 8,4 % chez les mâles et de 10,7 % chez les femelles (pourcentage moyen pour les deux sexes : 9,6 %).

Chez les individus matures, sur 1038 marqués, 412 ont été repris, ce qui donne un pourcentage moyen de 39,3 % (10,9 % chez les mâles et 37,7 % pour les femelles).

Ainsi, chez les immatures, sur 100 individus marqués, plus de 90 ne sont jamais repris et "disparaissent", tandis que chez les matures, sur 100 individus marqués, 60 seulement disparaissent.

o O o

L'étude des reprises permet de connaitre le taux journalier de disparition et les espérances de vie de l'espèce. On peut en effet estimer que le total du nombre de jours écoulés entre le marquage et la reprise, rapporté au nombre d'individus repris, fournit une estimation valable, quoique sous-estimée, de la longévité.

Les mâles immatures ont ainsi une espérance de vie de $\frac{229}{27} = 8,11$ jours et un taux de disparition quotidien de $\frac{100}{8,11} = 12,3$ %. Pour les femelles immatures, l'espérance de vie est de $\frac{319}{34} = 9,38$ jours et un taux de disparition de $\frac{100}{9,38} = 10,6$ % par jour. Cependant, les reprises d'immatures peuvent se diviser en deux groupes : le premier comprend les individus qui étaient encore immatures lorsqu'ils furent repris ; le second, ceux qui avaient accompli leur maturation lorsqu'ils furent repris pour la dernière fois. En ne tenant compte que des derniers, l'espérance de vie obtenue est certainement plus proche de la réalité ; on trouve alors

$\frac{475}{36}$ = 13,2 jours (taux de disparition journalier $\frac{100}{13,2}$ = 7,5 %), pour la période allant du 15 mai au 16 juin, date après laquelle plus aucun des individus marqués immatures ne fut repris mature.

Chez les Platycnemis matures, les mâles ont une espérance de vie, pour l'ensemble de la période de vol, de $\frac{1422}{247}$ = 5,76 jours et un taux de disparition de $\frac{100}{5,76}$ = 17,3 %. Les femelles ont une espérance de vie de $\frac{1050}{165}$ = 6,12 jours et un taux de disparition quotidien de $\frac{100}{6,12}$ = 16,3 %.

Pour l'ensemble de la période de vol, immatures et matures confondus, l'espérance de vie du P. acutipennis est de $\frac{2999}{473}$ = 6,2 jours et le taux de disparition de $\frac{100}{6,2}$ = 16 %.

Ainsi, l'espérance de vie moyenne d'un individu venant d'éclore (9 à 13 jours) est, pour cette espèce, inférieure ou égale à la durée de maturation (13 à 14 jours). Ceci laisse à penser que le nombre d'éclosions d'imagos est de beaucoup supérieur au nombre d'individus matures. De fait, l'observation directe montre que bon nombre d'individus sont dévorés avant même d'être entièrement sortis des exuvies, soit par des Arachnides (Thomisides), soit par des Odonates (Ischnura elegans principalement). Les immatures, aux téguments particulièrement fragiles constituent des proies appréciées des prédateurs.

o O o

L'examen de la destinée journalière des individus marqués permet de connaitre les variations du pourcentage de disparition pendant toute la période de vol. Un tableau indique pour chaque jour de marquage, le nombre de jours maximum qui sépare le marquage de la dernière reprise. Il permet de déterminer combien de jours, en moyenne, ont vécu les individus marqués et de suivre les modifications de l'espérance de vie durant toute la période de vol.

Nombre de jours	MAI						JUIN											
	15	19	23	27	29	31	2	4	6	9	11	13	14	16	17	18	19	20
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	3₀₀	2	2	7₀	.
2	.	.	.	1₀	.	4₀₀	6₀₀	6₀₀	.	4₀	5₀	.	4	.	6	2	.	6₀
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1₀	1	3	1	2
4	.	.	.	1	2₀	2+	2+	.	.	6₀₀		2	4	4	1	.	.	1
5	.	.	.	.	.	.	.	1	1	3₀	2	1	2	2	3	.	2	.
6	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	2	2	1	1
7	.	.	.	.	.	.	.	2++	2+	3	2	1	.	.	2	1	.	2
8	.	.	.	1+	.	.	.	.	1	1	.	3	4	1	2	1	1	2
9	.	.	.	.	.	.	1+	2++	.	.	.	1	.	1+	2	.	2	.
10	.	.	.	.	.	.	.	1+	1	1+		1	2	.	2	1	.	.
11	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1	.	2	1	1	.	.	.	.
12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	1	.	.	1	.
13	.	.	.	.	1+	.	.	.	.	1+	.	.	2	.	.	.	1	1
14	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	1+	.	.	.	1+	.	1	.	.
15	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	.	1+	.	.	2	.	.	1
16	.	1+	.	.	.	.	.	1	1+	1+	1+	.	.	.	.	.	1	.
17	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	1	.	1	.	.	.	1
18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
19	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	1	.	.	.	.	.
20	.	.	.	.	.	.	1+	1+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
21	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
23	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
24	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
29	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
30	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
	0	0	0	4	4	8	12	23	30	80	63	103	196	106	166	66	115	101
	0	0	0	1	1	3	5	3	4	16	12	16	24	12	26	13	17	16
	-	-	-	4	4	2,6	2,4	7,6	7,5	5	5,2	6,4	8,1	8,8	6,4	5	6,7	6,3
	0	16	0	63	13	4	47	107	51	72	16	46	0	21	totaux en jours			
	0	1	0	4	1	1	4	11	4	5	1	2	0	2	totaux individus			
	-	16	-	15,7	13	4	11,7	9,7	12,7	14,4	16	23	-	10,5	espérance de vie			

									J U I L L E T 1958									
21	22	23	24	25	26	27	28	30	1	2	3	5	7	8	10	11	12	
5o	3o	4o	3	.	1	4o	. .	2	3oo	1	.	.	1	.	5	1	.	
..	4	2o	1	2	1	.	3	5	3	1	.	4	.	4	1	.	2	
5	2	2	5	2	2	1	1	2	.	2	.	4	3	2	.	.	.	
4	2	2	1	.	1	2	.	.	1	1	1	.	1	2	2	.	.	
..	1	4	.	.	4	1	2	5	..	2	1	4	2	.	.	.	.	
2	2	.	1	2	..	3	..	.	1	1	.	1	.	2	.	.	.	
8	.	3	1	.	1	.	3	1		.	1	2	.	.	.	.	.	
.	1	3	2	2	..	2		3										
.	1	4	1	.	1	.	2	.	1	3	1	.	.	.	.	.	.	
3	3	.	.	1	.	2	1	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	
2	3	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	1	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
1	.	.	.	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
226	161	155	93	106	61	146	68	104	28	102	25	60	24	34	15	1	4	2.999 j.
33	23	25	17	13	12	19	12	21	9	15	4	15	7	10	8	1	2	472 j.
6,8	7	6,2	5,4	8,1	5	7,3	5,8	5	3,1	6,8	6,2	4	3,4	3,4	2	1	2	E. vie = 6,2 j.

immatures
(en jours)

Pour les individus marqués et repris matures, l'espérance de vie est de 5 jours. Pour ceux marqués immatures et repris matures (marqués d'une +), l'espérance de vie moyenne est de 13 2 jours. Les individus marqués et repris immatures sont marqués d'un o, un par individu.

Les seules variations de l'espérance de vie se situent au début et à la fin de la saison de vol et n'affectent que les individus marqués et repris matures. En découpant en tranches successives les deux mois pendant lesquels vole l'espèce, on note les valeurs suivantes de l'espérance de vie et du pourcentage de disparition :

Période du	au	Espérance de vie	% disparition
15.V.58	31.V.	2,4 jours	41,6 %
1.VI.	9.VI	5,3 "	18,8
10.VI	16.VI	6,6 "	15,1
17.VI	25.VI	6,0 "	16,6
26.VI	3.VII	5,7 "	17,5
4.VII	14.VII	2,6 "	38,4

L'étude de la grille des reprises permet d'analyser de plus près la disparition des individus, surtout pour la seconde moitié de la période de vol, et de la lier directement aux conditions météorologiques correspondantes.

Tandis que les pluies d'orage du 24 juin, n'avaient nullement affecté la fréquence relative des reprises, celles du 30 juin ont eu pour résultat de la faire passer de 211 le 28 juin à 39 le 30, pour remonter à 100 le lendemain. L'arrivée dans la colonie, après cette date, de nombreux immatures explique que l'orage du 9 juillet n'a que peu d'effet sur les individus marqués les 6 jours précédents ; il provoque, par contre, la disparition définitive de tous les individus marqués avant le 21 juin, à l'exception d'une femelle marquée le 13 juin (reprise les 10, 11 et 14 juillet), et d'une autre femelle marquée le 19 juin et reprise le 12 juillet.

Chaque disparition importante d'individus âgés correspond ainsi à une période de pluie. Il est donc probable qu'il faille attribuer aux précipitations une importance capitale parmi les causes de la mortalité des individus âgés de Platycnemis, et seulement une moindre importance en ce qui concerne les individus plus jeunes.

o O o

Chez les larves, la mortalité la plus importante prend place au début de la vie larvaire. Toutes les larves âgéescapturées dans l'Aube de Bouic et placées en laboratoire ont donné, sans exception, naissance aux imagos. Par contre, des pontes récoltées en juin 1958, et qui ont éclos le 8 juillet, n'ont donné qu'une seule larve vivante au delà du troisième stade. C'est donc à ce moment que se situe une des plus grandes mortalités affectant cette espèce, au moins en laboratoire ; toutefois, il parait vraisemblable que dans leur milieu naturel il en soit de même, parce qu'au moment des éclosions des oeufs, les canaux d'eau douce contiennent une population importante de larves d'Ischnura elegans et pumilio ainsi que de Platycnémis latipes et acutipennis, qui trouvent dans ces jeunes larvules des proies faciles.

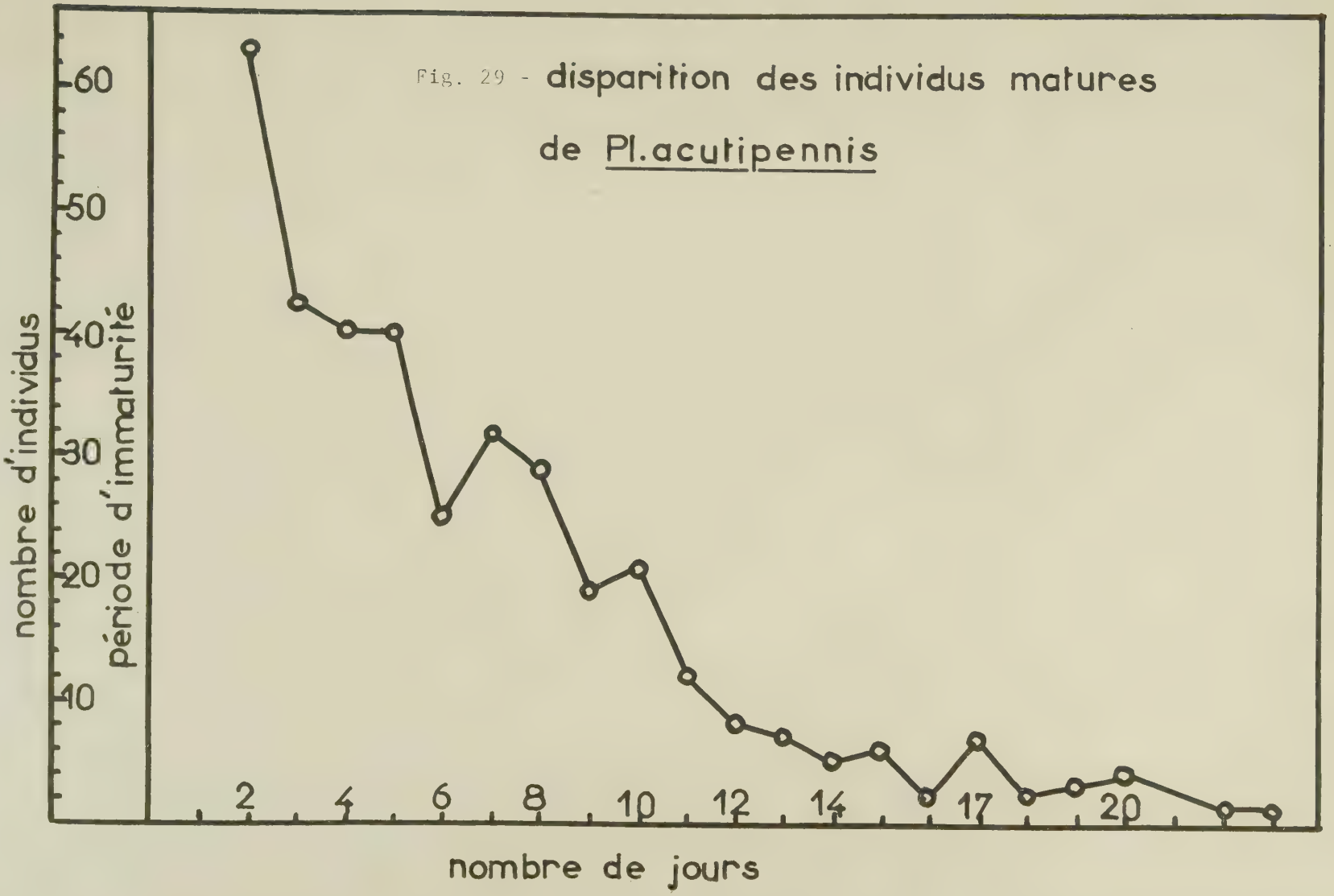


Fig. 29 - disparition des individus matures
de Pl.acutipennis
nombre d'individus
période d'immaturité
60
50
40
30
20
40
2
4
6
8
10
12
14
17
20
nombre de jours

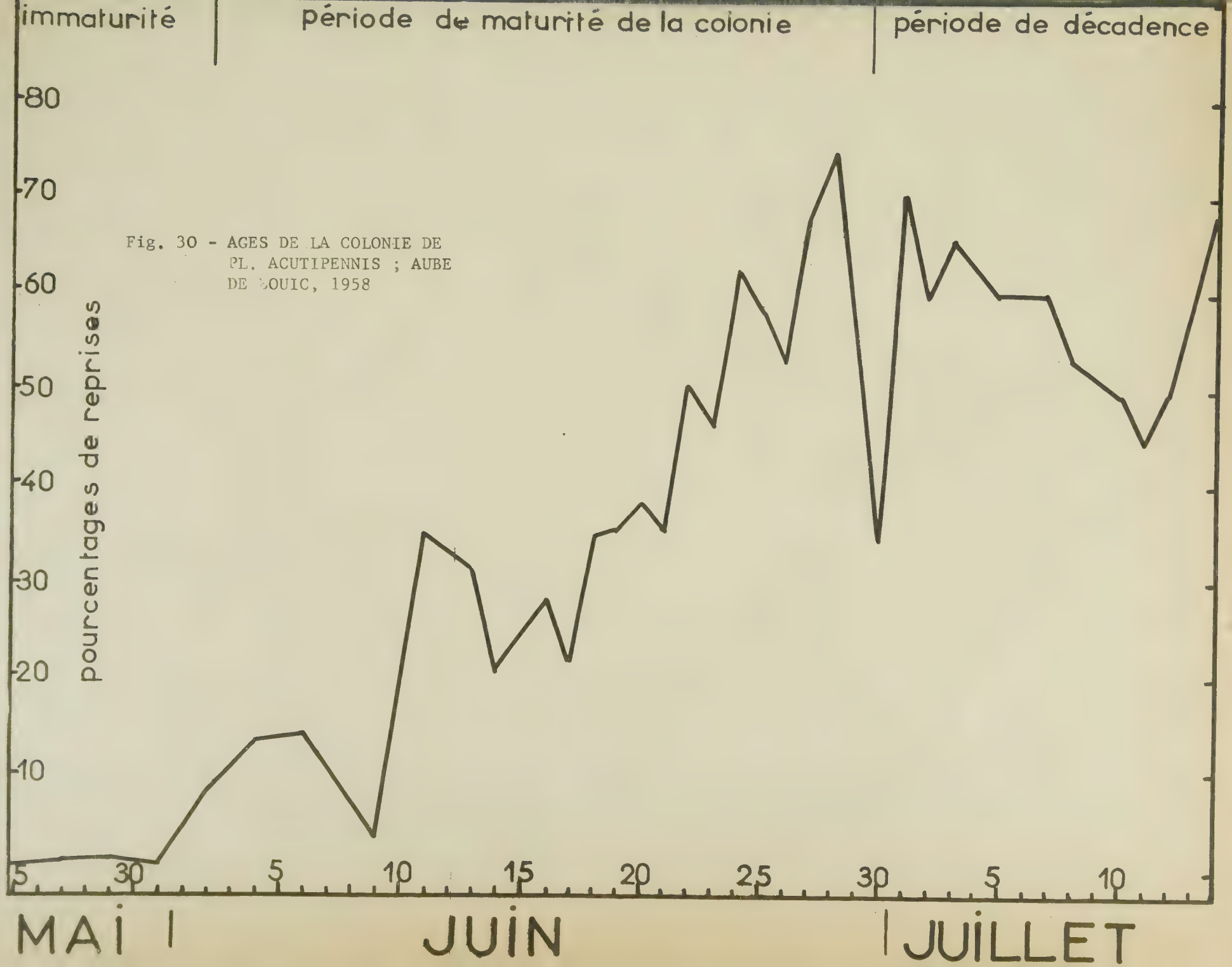


Fig. 30 - AGES DE LA COLONIE DE PL. ACUTIPENNIS ; AUBE DE LOUIC, 1958

d) LONGEVITE

Un point mérite d'être précisé ici et qui servira de conclusion à tout ce qui a été dit sur la durée de vie des Platycnemis acutipennis.

Les reprises ont montré que l'espérance de vie d'un imago venant d'éclore est de 13,2 jours, mais que pour le petit nombre qui atteint la maturité (13 ou 14 jours après leur éclosion), il y a encore une espérance de vie de 6 jours environ, cequi porte à 20 jours la durée de vie moyenne des imagos qui atteignent la maturité.

Les durées de vie maxima, connues par marquage et reprise, sont de 31 jours pour une femelle et de 28 jours pour un mâle. Comme il y a peu de chances pour que ces individus aient été marqués le jour même de leur éclosion et pour qu'ils aient été repris le jour même de leur mort, il est préférable d'ajouter, pour serrer de plus près la durée de vie maxima de l'espèce, 2 jours avant le marquage et 2 jours après la reprise. De cette manière, nous arrivons à une longévité maxima des imagos de Platycnemis acutipennis de 35 jours pour les femelles et 32 jours pour les mâles.

e) ESTIMATION DE L'EFFECTIF DES POPULATIONS

Le tableau ci-après a été établi de la même façon que pour Lestes barbarus et les nombres des colonnes 1 à 5 représentent : (1) les nombres d'individus non marqués capturés à chacune des dates ; (2) les nombres d'individus précédemment marqués et repris à chacune des dates ; (3) les nombres de marques devant théoriquement se trouver en fonction du taux de survie calculé pour chacune des tranches ; (4) nombre de marques réellement retrouvées ; (5) les estimations de l'effectif des populations pour chaque date.

Comme chez Lestes barbarus, les limites de sécurité des estimations d'effectifs ont été calculées pour quelques dates.

Afin de vérifier la précision des résultats obtenus dans les estimations d'effectifs, celles-ci ont été effectuées de diverses façons. On peut estimer les effectifs du 25 juin, par exemple, de 11 manières différentes : la première est celle exposée précédemment ($N = \frac{nv}{a}$) et qui donne pour la colonie un effectif de 156 individus ; les 10 autres façons d'estimer la population consistent à utiliser successivement les diverses données fournies par les différentes reprises de ce jour. Les 32 individus repris étaient respectivement marqués :

5 le 24.VI	2 le 19.VI
6 le 23	1 le 18
3 le 22	4 le 17
6 le 21	2 le 16
2 le 20	1 le 14

En considérant le nombre des individus capturés chacun de ces jours, on a autant d'estimations différentes des effectifs.

Etant donné le taux de disparition élevé, les diverses estimations des effectifs doivent tenir compte, non pas du nombre total des individus marqués, mais du nombre estimé de leurs survivants au jour de la recapture.

ESTIMATION DES EFFECTIFS DE POPULATION

- Individus matures -

Dates	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	
12 mai 1958	-	-	-	-	-	
15 mai	1	-	-	-	-	
19 mai	1	-	-	-	-	
23 mai	8	-	-	-	-	
27 mai	13	-	1	-	-	
29 mai	6	-	4,6	-	-	
31 mai	13	1	3,5	1	84	
2 juin	17	2	9,1	2	133	
4 juin	19	4	18,2	4	109	
6 juin	25	2	26,8	2	310	(1)
9 juin	62	1	27,9	1	1701	
11 juin	23	7	45,3	7	270	
13 juin	36	13	54,2	14	113	
14 juin	52	11	87,7	13	280	
16 juin	26	15	108,5	19	172	(2)
17 juin	51	11	34	12	231	
18 juin	31	19	79,7	23	163	
19 juin	39	22	107,6	26	138	
20 juin	33	23	140	32	148	
21 juin	45	27	162,7	35	147	
22 juin	41	34	194,8	53	158	
23 juin	59	39	224	55	188	
24 juin	32	43	267,2	66	193	(3)
25 juin	27	32	284	53	156	
26 juin	18	17	48,4	24	121	
27 juin	23	36	68,4	61	57	
28 juin	26	41	104,4	78	96	(4)
30 juin	34	17	114,8	24	201	
1 juillet	16	32	136	55	76	
2 juillet	39	38	150,9	67	97	
3 juillet	22	32	186,8	56	129	(5)
5 juillet	25	26	20	41	105	
7 juillet	29	25	26,3	46	110	
8 juillet	39	27	48,9	44	132	
10 juillet	40	22	40,3	36	186	
11 juillet	33	15	62,4	24	198	
12 juillet	24	19	67,3	28	108	
14 juillet	11	12	40,8	22	82	(6)

(1) limites de sécurité N 1 = 185 et N 2 = 958
(2) limites de sécurité N 1 = 145 et N 2 = 220

(3) limites de sécurité N 1 = 177 et N 2 = 210
(4) limites de sécurité N 1 = 88 et N 2 = 106
(5) limites de sécurité N 1 = 117 et N 2 = 146
(6) limites de sécurité N 1 = 69 et N 2 = 103

ESTIMATION DES EFFECTIFS DE POPULATION

- Individus immatures -

Dates	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
12 mai 1958	18	-	-	-	-
15 mai	21	-	13,8	-	-
19 mai	9	-	24,7	-	-
23 mai	26	-	23,9	-	-
27 mai	54	1	35,4	1	1430
29 mai	42	-	75,1	-	-
31 mai	51	-	98,3	-	-
2 juin	65	1	42,8	1	3366
4 juin	42	3	91,4	4	990
6 juin	39	5	114,5	5	396
9 juin	29	2	122	3	682
11 juin	8	4	27,3	8	93
13 juin	14	5	34,6	5	45
14 juin	15	1	50,4	2	304
16 juin	29	1	58,4	1	480

Aucun des individus marqués immatures les jours suivants n'a été repris, ce qui rend impossible l'estimation des effectifs.

Colonne (1) : individus non marqués capturés le ..
Colonne (2) : individus précédemment marqués repris à la date du.
Colonne (3) : nombre de marques devant théoriquement se trouver à la date du , pour le taux de survie calculé.
Colonne (4) : nombre de marques réellement retrouvées à la date du.
Colonne (5) : population estimée à la date du.

Les diverses estimations des effectifs du 25 juin sont, dans ces conditions, les suivantes (dans le même ordre que ci-dessus) :

397	290
368	378
427	105
189	107
324	196

Les nombres relativement peu importants des reprises sont à l'origine de l'imprécision des résultats.

f) DEPLACEMENTS-MIGRATIONS

Pas un seul des individus marqués n'a été repris hors de la colonie qui, pour cette raison, a été considérée comme isolée. A l'intérieur même de la colonie, cependant, les déplacements des individus sont évidemment fréquents.

Il parait possible de mettre en évidence non seulement leur existence, mais encore s'ils diffèrent ou non d'un sexe à l'autre et suivant les heures de la journée.

En effet, si pour un individu déjà marqué, on capture 9 individus non marqués qui ne viennent pas d'éclore, c'est qu'ils proviennent d'un secteur de la colonie où aucun marquage n'a été effectué et qu'en conséquence ce sont des individus qui se déplacent. Si par contre, pour 5 individus déjà marqués, on ne capture que 5 nouveaux individus qui ne viennent pas d'éclore, c'est qu'il y a peu d'individus qui proviennent d'un secteur non prospecté de la colonie.

A une date déterminée, une différence dans les valeurs obtenues pour l'un et l'autre des sexes, doit donc représenter leur différence d'activité De plus, s'il y a une marge constante dans les pourcentages de reprises, pour chaque sexe, entre celles effectuées le matin et celles effectuées l'après-midi, c'est qu'il y a une importante différence d'activité selon les heures de la journée.

L'analyse des reprises de Platycnemis acutipennis ne met pas en évidence de différence constante nette dans les pourcentages de reprises (tableau III). Cependant, 12 fois sur les 22 marquages effectués le matin, le pourcentage de reprises des mâles est inférieur à celui des femelles, traduisant une activité supérieure. Mais 9 fois c'est le pourcentage de reprises des femelles qui est inférieur ; en une seule occasion, les pourcentages de reprises, le matin, furent identiques pour les deux sexes.

Les différences sont plus nettes pour les marquages de l'après-midi: sur 11,9 donnent un pourcentage de reprises inférieur chez les femelles, mettant bien en évidence qu'elles se déplacent surtout l'après midi, tandis que les mâles auraient davantage tendance à le faire le matin.

Les pourcentages de reprises, presque toujours inférieurs l'après-midi pour les femelles à ce qu'ils sont le matin, confirment ce point de vue. (fig. 30 et tableau III)

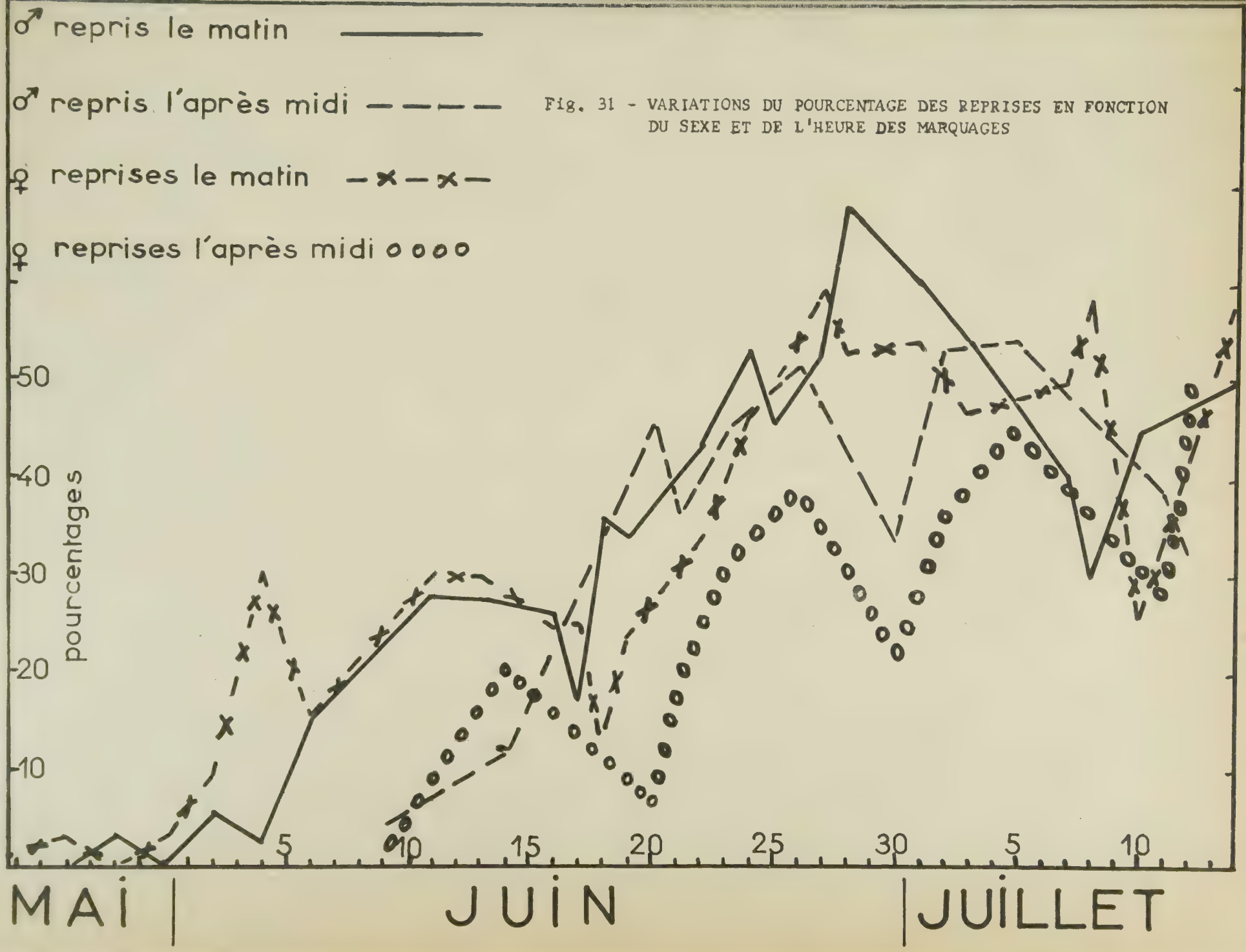


Fig. 31 - VARIATIONS DU POURCENTAGE DES REPRISES EN FONCTION DU SEXE ET DE L'HEURE DES MARQUAGES

TABLEAU III

Tableau des reprises, en pourcentage par rapport aux individus capturés, pour chaque sexe, selon que les marquages ont été effectués le matin ou l'après-midi.

Dates	matin		après-midi	
	mâles	femelles	mâles	femelles
15 mai	-	18	-	-
19 mai	-	-	-	-
23 mai	-	-	-	-
27 mai	-	3	-	-
29 mai	3	-	-	-
31 mai	-	3	-	-
2 juin	6	10	-	-
4 juin	2,5	30	-	-
6 juin	15	15	-	-
9 juin	-	-	4	2
11 juin	28	30	-	-
13 juin	23	30	-	-
14 juin	-	-	12	21
16 juin	26	25	-	-
17 juin	17,5	25	-	-
18 juin	36	12	-	-
19 juin	34	24	-	-
20 juin	-	-	46	7
21 juin	-	-	37	19
22 juin	43	34	-	-
23 juin	-	-	45,5	31,5
24 juin	53	46	-	-
25 juin	46	50	-	-
26 juin	-	-	52	39
27 juin	53	59	-	-
28 juin	68	53	-	-
30 juin	-	-	34	22
1 juillet	60	54	-	-
2 juillet	-	-	53	36
3 juillet	54	47	-	-
5 juillet	-	-	54	45
7 juillet	40	50	-	-
8 juillet	30	58	-	-
10 juillet	45	26	-	-
11 juillet	-	-	38	27,5
12 juillet	-	-	33	50
14 juillet	50	58	-	-

B - LES RAPPORTS DU PL. ACUTIPENNIS

ET DES AUTRES ANIMAUX

Dans tout ce qui précède, le Platycnemis a été étudié comme s'il était seul dans son milieu, bien que nous ayons indiqué, à l'occasion, l'influence d'autres espèces animales. Il importe maintenant de préciser ses relations avec les autres Odonates (Zygoptères et Anisoptères) puis avec les animaux autres que les Odonates (Invertébrés et Vertébrés).

1) Relations entre Platycnemis et les autres Zygoptères

Le genre Platycnemis est représenté en Camargue par deux espèces principales, la troisième n'y étant qu'accidentelle. Les deux espèces abondantes sont Pl. latipes et Pl. acutipennis : la première est une espèce d'été qui n'apparait que le 15 juin et disparait aux environs du 15 août ; la seconde est une espèce de printemps. Il y a donc un décalage d'un mois environ entre les maxima d'individus des deux espèces.

La troisième espèce, (Pl. pennipes), hors de Camargue, se trouve fréquemment en même temps que Pl. acutipennis et vole comme lui au printemps. Ainsi, la concurrence écologique est-elle possible entre eux.

Les deux Platycnemis se rencontrent simultanément dans quelques départements : Hérault, Gard, Bouches du Rhône, Var et Dordogne.

Les larves ont été récoltées dans les cours d'eau fréquentés par les imagos, mais la séparation des deux espèces n'est actuellement possible qu'aux derniers stades larvaires (forme des lobes dorsaux et latéraux des meso- et metanotum). Aucun critère satisfaisant ne permet, même sur les larves âgées, de séparer celles du Pl. pennipes de celles de Pl. latipes de sorte qu'il n'est pas possible, actuellement, d'approfondir davantage la question de la séparation écologique, aux divers stades larvaires, des espèces de Platycnemis.

Chez les imagos, où des tentatives d'accouplement interspécifique ont été notées, il y a un cas intéressant de chevauchement écologique entre les deux espèces de printemps qui sont, dans les départements où elles ont été observées simultanément, à leurs frontières de répartition géographique : Pl. acutipennis est à sa limite Nord-Nord Est, Pl. pennipes à la limite Sud-Sud Ouest.

Je n'ai pas réalisé d'expériences personnelles pour connaitre les "déclancheurs" de l'accouplement et de la copulation chez les Platycnemis mais Buccholtz (1956) les a étudiés chez Pl. pennipes et Pl. dealbata. Sur 1616 expériences, cet auteur analyse leur comportement sexuel et arrive aux conclusions suivantes en ce qui concerne Pl. pennipes (les conclusions concernant l'autre espèce sont presque identiques, mais nous intéressent moins directement, la répartition de Pl. dealbata étant asiatique) : la présentation de la tête, du thorax ou d'une aile sont

suffisants pour déclancher la saisie par les mâles. La tête seule d'une femelle agit comme stimulus-signal, surtout par sa forme et par sa taille : les raies noires et blanches alternantes, effacées sur le thorax, mais subsistant sur la tête, suffisent à déclancher les réactions d'accouplement des mâles. Ils ne sont attirés que par les femelles qui ont atteint leur maturité (dont la coloration est proche de celle des femelles de Pl. acutipennis). L'auteur note à ce sujet que les mâles juveniles de Pl. pennipes, qui sont de la même couleur que les femelles, provoquent des réactions de saisie de la part des mâles matures.

Il semble donc que seuls les déclencheurs de la saisie soient sensiblement identiques chez Pl. pennipes et Pl. acutepennis. Par contre, ceux de la copulation proprement dite seraient suffisamment différents pour jouer leur rôle dans la reconnaissance spécifique.

Il est vraisemblable que la forme différente de lobes du prothorax et des cerques des deux espèces, empêche les mâles de placer correctement leurs appendices anaux et qu'ils abandonnent alors les femelles qu'ils avaient saisies.

o O o

Les espèces de Zygoptères rencontrées avec le Platycnemis acutipennis varient d'une part en fonction de la date des observations et d'autre part en fonction du milieu. Bien que les Platycnemis, en effet, ne vivent que dans les canaux d'apport d'eau douce et que dans ceux d'écoulage des eaux usées, on peut considérer qu'ils occupent des biotopes différents, en tant qu'imagos surtout : les berges des premiers sont colonisées par les peupliers, les ormeaux et les Cornus, tandis que les berges des seconds ne sont peuplées que par des Tamaris auxquels la sansouire fait immédiatement suite, avec sa diversité d'associations végétales et de marais. Les peuplements en Odonates de ces deux milieux ont déjà été précédemment indiqués pour des dates voisines, peuplements qui diffèrent autant par le nombre que par la qualité des représentants.

Il n'y a donc pas d'associations d'espèces ; mais seulement coexistence d'un certain nombre d'entre elles, à une date donnée, dans un milieu bien délimité.

Leur cohabitation conduit à se poser les deux mêmes questions que nous avions posées à propos du Lestes barbarus.

Le nombre des imagos de Pl. acutipennis est-il limité par la présence en grand nombre, aux mêmes dates et dans les mêmes milieux, d'autres espèces de Z ygoptères ?

Inversement, la présence en grand nombre des imagos de Platycnemis gêne-t-elle l'extension d'autres espèces qui, le Platycnemis absent, coloniseraient à sa place les biotopes occupés par lui ?

Autrement dit, a-t-il une compétition interspécifique et, si elle

existe, quelle est sa nature et quels sont les facteurs qui favorisent une espèce plutôt qu'une autre ?

Au moment où le Platycnemis acutipennis fait son apparition, son biotope d'élection est déjà occupé par une population de Coenagrion pulchellum, qui est alors à son apogée : les individus en sont nombreux jusqu'au 23 mai, date jusqu'à laquelle les Platycnemis ne sont pas abondants. Les éclosions massives du Platycnemis n'ont lieu qu'après cette date, mais la présence en grand nombre des Coenagrion pulchellum peut constituer un obstacle à deux installations : bien que les Diptères (Culicidae et Ceratopogonidae notamment) soient abondants il est vraisemblable que la concurrence joue alors un rôle prépondérant dans la forte disparition des Platycnemis immatures. Leur capacité de vol est faible, tandis que celle des C. pulchellum matures, de loin supérieure, leur permet de capturer aisément les proies.

Durant la période de vol du Pl. acutipennis apparaissent aussi les Calopteryx splendens, Erythromma viridulum et Platycnemis latipes. Tant que la colonie de Platycnemis est prospère, les autres espèces ne sont qu'en petit nombre. Au contraire, dès que notre Zygoptère entre dans sa période de décadence, il y a un accroissement sensible du nombre des représentants des autres espèces, surtout en ce qui concerne Erythromma viridulum. Apparu dès le 2 juin, celui-ci reste peu abondant jusqu'au 28, aux bords de l'Aube de Bouic. A cette date, brusquement, ses effectifs deviennent importants (41 mâles et 23 femelles sur 25 mètres carrés) : on pourrait penser que ceci correspond à des éclosions massives de l'espèce, mais il n'en est rien puisque, dans d'autres biotopes fréquentés par Erythromma viridulum, il y est abondant dès les premières semaines de juin (Allée sud de la Tour du Valat) ; et dans ces milieux, les Pl. acutipennis font précisemment défaut. Le début de la période de vol des imagos d'Erythromma est donc gêné par la présence, en grand nombre, des Pl. acutipennis, et ce n'est que lorsque la population de ce dernier entre en décadence que les Erythromma colonisent à leur tour ce biotope.

Dans ce cas, comme dans le précédent (rapports Coenagrion-Platycnemis) il est également probable que les augmentations brusques des effectifs d'imagos de Platycnemis puis d'Erythromma aient hâté la disparition, respectivement, du C. pulchellum puis du Pl. acutipennis.

Il existe donc des relations étroites entre les densités des populations des diverses espèces observées en un même biotope, mais les mécanismes précis qui les régissent n'ontpas été, de notre part, l'objet de recherches approfondies qui auraient seules permis de les connaitre clairement. De telles recherches exigeraient, entre autres, la connaissance de la productivité des Diptères (proies estimées des Zygoptères) et l'étude des quantités dévorées par espèce d'Odonate, de manière à établir le bilan $\frac{\text{proies disponibles}}{\text{proies consommées}}$, qui seul permettrait de savoir si la nourriture peut constituer, en Camargue, un facteur limitant du nombre des imagos.

o O o

Si Platycnemis acutipennis n'a jamais été observé en tant que prédateur des Zygoptères qu'il côtoie, un de ceux-ci, Ischnura elegans, a été vu à plusieurs reprises en train de dévorer des spécimens immatures, le plus souvent venant d'éclore, du Platycnemis.

Aucun individu marqué ne figurant parmi les captures d'Ischnura, il est difficile d'évaluer cette prédation. Durant toute la période de vol 1958, je n'ai noté que 6 fois des Ischnura dévorant des Platycnemis. Toutefois, mes marquages ne duraient que deux heures par jour, et ce n'est donc qu'une petite fraction de la prédation qui est ainsi connue.

La prédation par les Ischnura elegans, pour peu importante qu'elle puisse paraitre, méritait d'être mentionnée : c'est, à notre connaissance, le seul cas cité jusqu'à présent d'un Zygoptère en dévorant un autre.

2) Relations entre Platycnemis et les Anisoptères

La présence en grand nombre des Anisoptères limite-t-elle le nombre des Pl. acutipennis, et, inversement, la présence de ceux-ci peut-elle limiter, à un moment de leur période de vol, le nombre des Anisoptères ?

Seuls les Aeschnidae et les Gomphidae, par leur mode de chasse, peuvent être des concurrents éventuels : trois espèces des premiers et une des seconds fréquentent les mêmes biotopes que le Platycnemis acutipennis.

Parmi elles, l'un des Aeschnidae, Brachytron pratense, a déjà achevé sa période de vol lorsque le Zygoptère apparait.

Une seconde espèce, Anaciaeschna isosceles, et le Gomphidae (Gomphus pulchellus) apparaissent dans le même mois que le Platycnemis, mais ne sont, l'un comme l'autre, représentés que par très peu d'individus, au maximum un par 25 mètres carrés ; ils ne peuvent donc pas faire une concurrence appréciable au Platycnemis.

Le troisième Aeschnidae, Aeschna mixta, est une espèce tardive qui ne fait son apparition que lorsque le Platycnemis est à son déclin ; de plus elle n'a toujours été observée qu'en petit nombre. Sa présence ne parait donc pas devoir hâter la disparition du Platycnemis.

Les Aeschnidae chassant au vol ne capturent que des proies qui volent, souvent à une certaine altitude au dessus du sol ou de la végétation ; ces proies sont déjà hors d'atteinte du Platycnemis qui, chassant à l'affût, ne capture le plus souvent que des Insectes qui s'envolent à peu de distance de lui, ou qui volètent à l'abri de la végétation. Il semble donc que les Aeschnidae, même lorsqu'ils habitent un même milieu qu'un Zygoptère, n'entrent pas en concurrence avec lui, parcequ'ils n'en exploitent pas la même partie.

o O o

La prédation n'est excercée que par les Libellulidae qui chassent à l'affût et prennent volontiers comme proies des Zygoptères, voire des Anisoptères.

Les Libellulidae sont nombreux dans les biotopes qu'habitent les Platycnemis acutipennis : sept espèces s'y succèdent durant sa période de vol.

Trois d'entre eux, Libellula fulva, Orthetrum cancellatum et Crocothemis erythraea apparaissent en même temps que le Platycnemis ; le premier cité s'observe le long de l'Aube de Bouic pendant toute la période de vol du Zygoptère. Le nombre des individus en est peu élevé et atteint au maximum 1 par 25 mètres carrés. Libellula fulva a été vu six fois, en 1958, en train de dévorer des Pl. acutipennis.

Orthetrum cancellatum ne se trouve aussi qu'en petit nombre dans les biotopes habités par le Platycnemis. Bien que dévorant des proies trés diverses, il n'a été observé que trois fois en 1958 mangeant des Pl. acutipennis.

De même, Crocothemis erythraea ne mange que rarement des Platycnemis.

Quatre autres Libellulidae vivent dans les mêmes biotopes que le Zygoptère, mais n'apparaissent que plus tardivement ; Sympetrum striolatum et meridionale au début de juin, Sympetrum sanguineum et depressiusculum à la fin de ce mois.

Les 4 Sympetrum sont parfois représentés par un nombre élevé d'individus : le 18 juin 1958, il y avait, sur 25 mètres carrés, 12 S. meridionale et 4 S. striolatum ; le 14 juillet, sur la même surface, il y avait 42 S. sanguineum et depressiusculum.

Quelques observations ont été faites, rares cependant, de ces Sympetrum dévorant les Platycnemis : mais à la prédation, s'ajoute la concurrence. Les Sympetrum, en effet, vivent posés sur des branches souvent basses et chassent à l'affût, capturant les mêmes proies avec les Platycnemis. Pour cette raison, l'apparition des Sympetrum, à la fin juin, doit contribuer à hâter la disparition du Zygoptère.

Le cas des Sympetrum est un exemple caractéristique des rapports entre les Zygoptères et beaucoup de Libellulidae, rapports marqués par une faible prédation et par une concurrence alimentaire liée à des modes de chasse identiques.

3) Rapports entre Platycnemis et les animaux autres que les Odonates

Les Acariens et les Grégarines n'ayant jamais été observés comme parasites du Platycnemis, seules les relations prédateurs - proies seront examinées ici.

Durant la vie larvaire, les proies préférées de Pl. acutipennis sont essentiellement planctoniques et de petite taille : avant tout des Crustacés tels que Copépodes, Cladocères et Ostracodes. Il faut y ajouter les larves jeunes d'Ephémères (Cloeon sp. et Caenis sp.), ainsi que les larves de Chironomides.

Les imagos de Platycnemis acutipennis se nourrissent principalement de petits Diptères, qu'ils saisissent avec leurs pattes antérieures et qu'ils reviennent dévorer, posés sur un support. Les proies suivantes ont pu être notées :

Ephéméroptères	:	Cloeon dipterum
		Caenis sp.
Ceratopogonidae	:	Leptoconops iritans
Chironomidae	:	Orthocladius sp.
		Chironomus plumosus
		Chironomus sp.
Culicidae	:	Aedes detritus
		Anopheles maculipennis

En outre, certains Microlépidoptères fournissent des proies occasionnelles (Tineides).

o O o

Les larves de Platycnemis acutipennis servent de nourriture aux larves des nombreux Anisoptères et des nombreux Coléoptères Dytiscidae qui habitent les mêmes biotopes. De plus, un certain nombre sont la proie des Poissons, parfois nombreux dans les eaux douces.

Les imagos sont dévorés par de nombreux Invertébrés et vertébrés.

Parmi les Invertébrés, les Araignées excercent une prédation importante (Thomisides et Argiopides). Les premières capturent des Platycnemis lors de leur éclosion et les dévorent avant qu'ils ne soient entièrement sortis de leur exuvie ; les secondes les prennent dans leurs toiles. Les Thomisides n'ont pu être déterminées, étant toutes immatures. Les Argiopides l'ont été par L. Bigot, d'après une collection de référence établie par B. Soyer. Ce sont : Tetragnatha montana E. Sim., Argiope brünnichi Sch. dont les toiles sont assez robustes pour capturer même des Anisoptères et Araneus cornutus Cl.

La caractéristique de la prédation par les Argiopides est de n'être pas sélective : elles capturent des Pl. acutipennis, parce qu'elles tendent leurs toiles dans les biotopes qu'ils fréquentent et non pas parce que le Zygoptère est une proie de choix pour elles.

La prédation par les Araignées est importante : dans leurs toiles, les ailes de quatre individus marqués ont été retrouvées ; il serait tentant d'en conclure que c'est la prédation la plus importante puisque la seule pour laquelle des individus marqués ont été notés. Mais les ailes d'Odonates, dans les toiles d'Araignées, sont particulièrement visibles et

demeurent longtemps sans subir d'altération.

Les Diptères Asilides exercent une prédation relativement importante sur les Platycnemis : c'est le cas notamment de Machimus rusticus Meig. (Bequaert det). La prédation est ici véritablement sélective, les Asilides choisissant leurs proies.

De rares Vertébrés sont prédateurs des imagos Platycnemis.

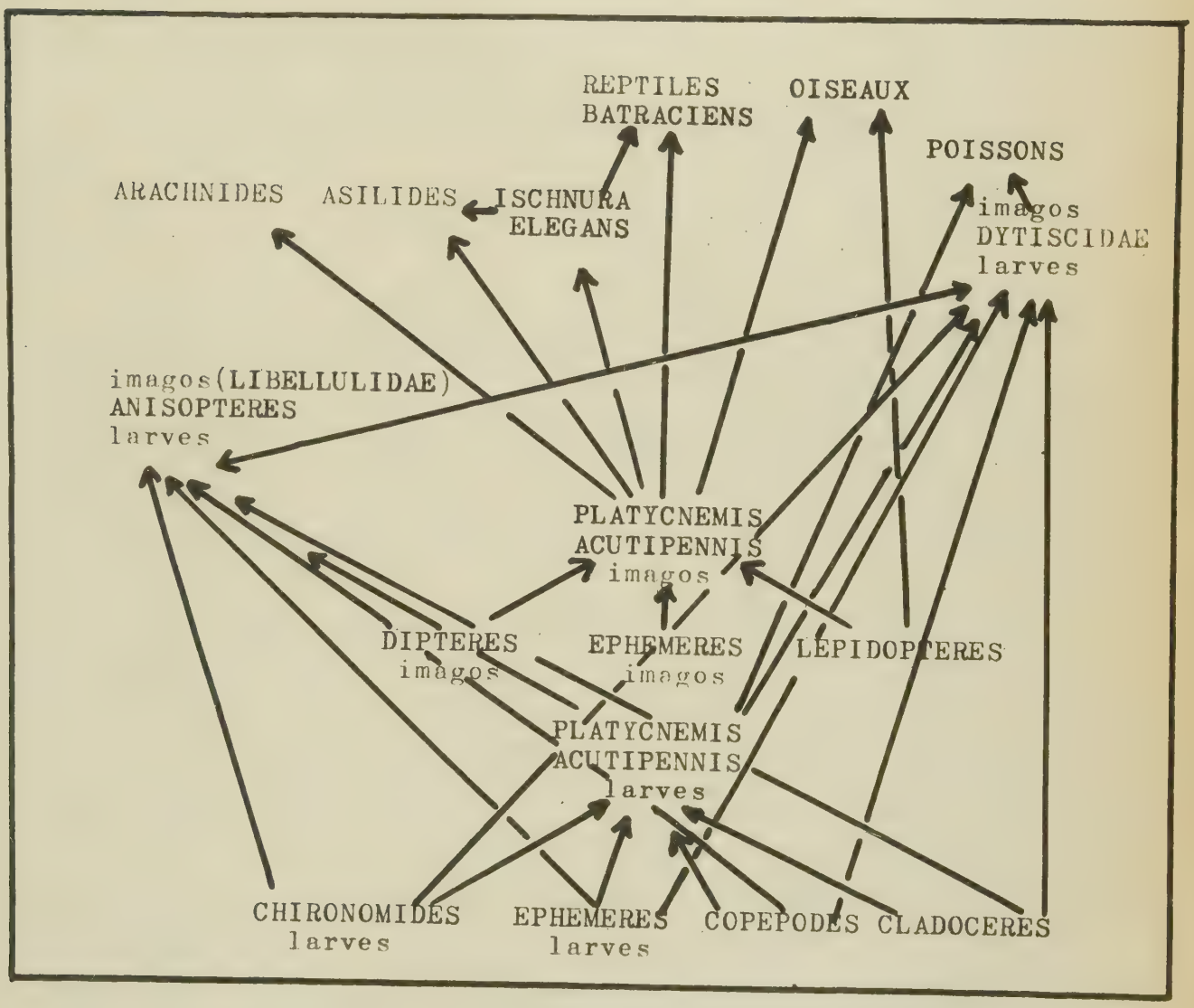
Citons parmi eux, les Lézards (Lacerta viridis et Lacerta muralis) qui capturent des Platycnemis soit dans les buissons soit aux environs des habitations.

De même, chez les Batraciens, Rana ridibunda arrive parfois à capturer des spécimens du Zygoptère, lorsqu'il vient d'éclore.

Aucun reste de l'espèce n'a pu être trouvé dans les pelotes de rejection des Guépiers (Merops apiaster) qui ont été analysées. Ceci tient au fait que le Platycnemis, comme les autres Zygoptères, ne vole guère au dessus de la végétation, et que les Guépiers ne capturent leurs proies qu'en volant au dessus d'elle. Les Pies (Pica pica) qui nourrissent à l'occasion leurs petits à l'aide de Zygoptères (Ischnura elegans) ne paraissent pas capturer de Platycnemis dans ce but.

La figure 32 résume, tant pour les larves que pour les imagos, les diverses relations prédateurs-proies dont le Platycnemis acutipennis est, en Camargue, le centre.

Fig. 32 - PLACE DES PLATYCNEMIS ACUTIPENNIS, LARVES ET IMAGOS, DANS LES CHAINES NUTRITIONNELLES.



CHAPITRE V

COMPARAISON DES RESULTATS

CONCLUSION

Le cycle annuel, la structure des populations et leur dynamique présentent, chez les deux Zygoptères que nous venons d'étudier, des similitudes ou des différences qu'il importe de souligner. De plus, ces résultats peuvent être comparés à ceux obtenus par Corbet (1952), en Angleterre, pour une population de Pyrrhosoma nymphula Sulzer, ainsi qu'à ceux de Borror (1934), pour une colonie d'Argia moesta Hagen, Zygoptère américain.

Le tableau ci-après résume les données numériques obtenues pour chacune des espèces :

	Argia moesta	P. nymphula	L. barbarus	Pl. acutipennis
Nombre individus marqués	830	828	1 720	1 672
Nombre individus repris	178	233	171	473
Nombre "marques" reprises	227	647	248	1 155
Nombre jours max. entre marquage et dernière reprise	28-30	31	30	31
Distances parcourues	quelques mètres	inconnue, mais probabl. faible	2 000 ms	50-100 ms
Sex-ratio	♂ 1/2 ♀	♂ 2/1 ♀	1	1

De toutes les espèces étudiées, seule Lestes barbarus présente la particularité d'avoir un développement larvaire très bref, de six à huit

semaines, tandis que l'hiver se passe sous forme d'oeuf. Pour le Platycnemis comme pour le Pyrrhosoma (et probablement pour l'Argia, mais l'auteur n'en fait pas mention) le développement larvaire demande un an ou deux et l'éclosion des oeufs se produit rapidement aprés la ponte, de 15 jours à trois semaines. Les larves subissent une diapause, facultative, qui a lieu au dernier ou à l'avant-dernier stade de la vie larvaire. Chez les Lestes, cette diapause, obligatoire, a lieu dans l'oeuf.

L'éclosion des imagos se produit suivant une seule période de courte durée chez L. barbarus, tandis que chez Pl. acutipennis et P. nymphula elle est bimodale : la première pointe, qui comprend la majeure partie des effectifs de la population, provient des larves qui ont mis deux ans pour achever leur développement et qui sont entrées en diapause pour passer le dernier hiver ; la seconde pointe, qui ne survient qu'en fin de période de vol et qui ne comprend qu'un nombre peu élevé d'individus, provient de larves qui n'ont mis que 13 mois pour achever leur développement et qui ont donné naissance aux imagos sans subir de diapause.

Ce mode d'éclosion est caractéristique des espèces de "printemps", celles qui apparaissent les premières ; pour les espèces dites d'"été", l'éclosion ne produit en une seule pointe, normalement étalée sur un temps assez long, voisin de la moitié de la période de vol de l'espèce ; leurs larves ont plusieurs mues à effectuer avant d'entrer en métamorphose imaginale. Lestes sponsa, en Angleterre, est une espèce qui répond à cette définition, tout comme devrait y répondre en Camargue L. barbarus qui, en moins de deux mois, effectue 10 mues : cependant, la croissance des larves est homogène et la durée d'éclosion des imagos n'excède pas 10 à 15 jours, pour une période de vol de presque trois mois (1).

o C o

Les variations des effectifs d'imagos n'ont été étudiées ni par Borror ni par Corbet ; rappelons que le Lestes subit de fortes variations d'une année à une autre, les larves colonisant des milieux instables (poikilohalins), tandis que les effectifs du Platycnemis sont au contraire comparables chaque année, les larves colonisant des milieux stables (homoiohalins).

---

(1) Ceci peut faire penser que la longévité de l'espèce est supérieure à 2 mois, contrairement aux résultats obtenus par marquage qui indiquent une longévité maxima voisine de un mois. La durée de la période de vol résulte autant des décalages entre les éclosions d'un marais à un autre que de la longévité des imagos.

Il est fort probable que le Pyrrhosoma et l'Argia se trouvent dans le même cas, leurs larves vivant dans des milieux stables.

o O o

Le sex-ratio a été bien étudié par Corbet, principalement pour les imagos ; pour les larves, il indique que 97 exuvies ont été collectés où les mâles représentaient 63 %.

Les 737 exuvies de Lestes barbarus donnent un pourcentage de 54,1 % en faveur des femelles. La récolte des exuvies d'un autre Zygoptère de Camargue, Erythromma viridulum, indique un pourcentage également en faveur des femelles, 56,5 % (272 exuvies, 152 femelles et 119 mâles). Mais il est bien certain que les dénombrements des sexes réalisés sur les exuvies de Zygoptères sont entachés d'erreur, tout d'abord parcequ'une fraction seulement des exuvies est collectée, en une portion bien délimitée d'un marais, à des dates bien définies qui ne couvrent pas l'ensemble de la période de vol, ensuite parceque, de par leur taille, une partie des exuvies échappe à la vue, et ensuite parcequ'il peut y avoir une différence dans le tropisme d'éclosion, lié aux sexes, les mâles par exemple naissant en bordure du marais tandis que les femelles s'en éloigneront de plusieurs mètres, ou l'inverse.

Plusieurs auteurs, Tiensuu (1935), Corbet (1951) et Wolfe (1952) ont calculé le sex-ratio des larves d'Anisoptères en récoltant leurs exuvies qui sont de grande taille et ne risquent pas d'échapper à la vue. Dans tous les cas, aussi bien pour les Leucorrhinia et Cordulegaster que pour les Anax et que pour les Uropetala, ils ont observé des sex-ratio de 50 %.

Chez les imagos de Zygoptères, les divergences dans le calcul du sex-ratio sont plus grandes que pour les larves : Borror trouve 30 % seulement de mâles d'Argia, deux années consécutives ; Corbet note 30 % de femelles pour P. nymphula et j'ai trouvé 50 % pour L. barbarus et Pl. acutipennis. Toutefois, les pourcentages exacts indiquent une légère prédominance des femelles chez barbarus (52,4 %), tandis que la prédominance est en faveur des mâles chez acutipennis (55 %). Pour une troisième espèce de Camargue, dont 1.408 individus furent marqués, le sex-ratio est de 32,8 % de femelles (462 femelles, 946 mâles, c'est-à-dire deux mâles pour une femelle) .

Faut-il en conclure que certaines espèces de Zygoptères ont une prédominance nette des mâles sur les femelles, que d'autres ont, au contraire, une prédominance des femelles sur les mâles et que d'autres, enfin, ont les deux sexes en nombre sensiblement égal ? Je ne pense pas, principalement parce que les divergences sont importantes entre le sex-ratio larvaire et celui des imagos ; ainsi, pour E. viridulum, nous avions, chez les larves, 56,5 % de femelles. Chez les imagos capturés aux bords même du marais où vivent les larves, nous trouvons un sex-ratio nettement en faveur des mâles : 80 % en 1957, pour 172 individus. Ceci provient du fait qu'il y a une grande différence d'activité entre les deux sexes et que les mâles restent toute

la journée à voleter aux alentours du marais où ils se reproduisent, alors que les femelles s'en éloignent volontiers et ne reviennent que pour y pondre. Les rapports entre les sexes seront trés différents suivant l'heure à laquelle les captures seront effectuées.

Pour le Pl. acutipennis, il y a également une importante différence d'activité entre les sexes et les captures effectuées le matin donnent un plus grand nombre de mâles que celles réalisées l'après-midi, qui, dans l'ensemble, donnent un sex-ratio en faveur des femelles.

Corbet, pour Pyrrhosoma nymphula signale de même une importante différence d'activité liée aux sexes, qui peut être à l'origine du sex-ratio qu'il indique ; de même pour Argia, Borror mentionne aussi une différence d'activité entre les sexes.

Il est donc difficile d'avoir une idée précise du sex-ratio des populations de Zygoptères tant que des dénombrements n'ont pas été faits à la fois chez les larves et chez les imagos et tant que, chez ces derniers, les captures ne portent pas sur un grand nombre d'individus et ne sont pas faites à diverses heures de la journée.

o O o

La durée de la maturation a été calculée par chacun des auteurs : pour Borror et Corbet, c'est l'intervalle de temps qui sépare les pointes d'éclosion des pointes de retour massif des imagos vers les lieux où ils sont nés. Dans mon travail, c'est un intervalle de temps obtenu par marquage et recapture. Quoiqu'il en soit, dans tous les cas, les résultats concordent ; Corbet et Borror estiment à 15 jours la durée de la maturation, que je calcule être, pour Pl. acutipennis, de 13-14 jours au début de la période de vol, puis de 9-10 jours par la suite.

o O o

La comparaison des reprises est significative : si nous ne tenons compte que des individus repris, nous obtenons 21,4 % chez Argia, 26,9 % chez Pyrrhosoma, 10 % chez Lestes et 28,3 % chez Platycnemis. Le faible pourcentage, chez L. barbarus démontre son importante disparition des lieux d'éclosion, sa grande dispersion qui n'existe pas chez les trois autres espèces ; il y a bien, chez ces trois dernières, une émigration lors de l'éclosion, mais la majorité des individus revient aux bords des eaux où ils sont nés, alors que chez le Lestes il n'y a qu'un faible pourcentage d'individus qui y revient.

Si nous considérons maintenant le nombre total des reprises, nous obtenons 27,3 % pour Argia, 78,1 % pour Pyrrhosoma, 14,4 % pour Lestes et 69 % pour Platycnemis : deux espèces ne présentent que des augmentations

de pourcentage faibles par rapport à celui obtenu pour les reprises d'individus (Argia et Lestes), ce qui traduit que les mêmes individus n'ont pas été repris fréquemment à la même place. Les deux autres espèces par contre (Pyrrhosoma et Platycnemis) ont des pourcentages de reprises totales qui sont en trés forte augmentation par rapport à celui des reprises d'individus, ce qui traduit leur caractère sédentaire : ce sont souvent les mêmes individus qui se trouvaient aux mêmes emplacements.

Les distances aux quelles ont été repris les individus marqués confirme bien la grande dispersion des Lestes, déjà exprimée par le faible pourcentage de reprise : c'est la seule espèce pour laquelle des individus marqués ont été repris à des distances variant de 600 à 2.000 mètres, malgré la faible probabilité de reprises à si grande distance. Les trois autres espèces n'ont été reprises que dans un rayon trés faible, de quelques dizaines de mètres au maximum.

o O o

Toutes les espèces ont un taux de disparition identique ; l'Argia américain n'a pas été étudié de ce point de vue, mais pour Pyrrhosoma Corbet indique une espérance de vie de 10 jours au début de la période de vol, qui diminue rapidement, la moyenne pour l'espèce étant de 6,7 jours. Pour Lestes barbarus, j'obtiens une espérance de vie moyenne de 5,9 jours ; pour Pl. acutipennis, elle est de 13,2 jours chez les immatures, mais de 5,9 jours pour les matures ; en moyenne, pour l'espèce, elle est de 6,3 jours.

Il semble donc bien que l'on puisse considérer que l'espérance de vie, pour les Zygoptères étudiés, ait une valeur moyenne voisine de 6 jours.

La longévité maxima des imagos, obtenue par marquage et recapture, est aussi comparable entre les différentes espèces : elle est de 30 jours pour Argia, de 31 pour Pyrrhosoma, de 30 pour Lestes et enfin de 31 pour Platycnemis.

Ces quatre Zygoptères, qui appartiennent à trois familles différentes (1), ont donc des espérances de vie et des longévités identiques, bien que vivant sous des climats différents et que présentant des cycles annuels également différents. Il est donc permis de penser que ces valeurs constituent des moyennes acceptables pour des Zygoptères dans leur aire de répartition : en Camargue, en effet, le Coenagrion pulchellum (Coenagriidae

---

(1) Argia et Pyrrhosoma appartiennent à la famille des Coenagriidae, L. barbarus à celle des Lestidae et Pl. acutipennis à celle des Platycnemididae.

comme Argia et Pyrrhosoma) qui se trouve à son extrême limite sud de répartition, n'a une espérance de vie moyenne que de 3,4 jours et une longévité maxima, calculée par marquage et recapture, de 9 jours (1956, nombres obtenus sur 1.408 individus marqués.)

o O o

Du point de vue méthodique, cette étude démontre que, pour obtenir les meilleurs résultats dans la connaissance des populations d'Odonates, il est indispensable de débuter les marquages des imagos dès l'apparition de l'espèce choisie et de ne les terminer qu'avec sa disparition. Le manque de précision de certains résultats obtenus pour L. barbarus en est significative.

De même, le marquage d'espèces chez lesquelles les immatures se distinguent à première vue des matures permet une connaissance beaucoup plus approfondie des populations (disparition par émigration ou par mortalité ; variations des couleurs ; âges des individus et de la population).

Du point de vue écologique, ce travail situe la faune des Odonates de Camargue (larves et imagos) dans ses biotopes d'élection, préalablement définis, et la compare, qualitativement et quantitativement, à celle des régions voisines.

Puis l'étude approfondie de deux espèces, caractéristiques l'une des milieux poikilohalins temporaires (Lestes barbarus) l'autre des milieux homoiohalins permanents (Platycnemis acutipennis) permet de mettre en évidence les différences du cycle annuel, de la structure et de la dynamique des populations qui font que le Lestes colonise de préférencé les marais temporaires, tandis que le Platycnemis, lui, ne peut y vivre et ne doit de subsister en Camargue qu'à la présence de canaux d'apport d'eau douce, qui sont des créations de l'Homme.

Enfin, cette étude écologique montre que certaines divisions de la systématique (les Familles) correspondent dans certains cas à des critères morphologiques et à des critères biologiques, tandis que, dans d'autres cas, elles ne correspondent qu'à des critères morphologiques : ainsi, les différences écologiques entre le représentant des Platycnemididae de Camargue et ceux des Coenagriidae d'Angleterre, d'Amérique ou de Camargue sont minimes, alors que celles notées entre le représentant des Lestidae et ceux des Platycnemididae et des Coenagriidae sont fondamentales et concernent aussi bien le cycle annuel que la structure et que la dynamique des populations.

R E S U M E

Après avoir indiqué quelles furent les techniques utilisées pour mener à bien cette étude (pp.3 à 16), l'auteur présente le milieu camarguais (pp; 17 à 49) ; le climat et ses caractéristiques, les sols et leur végétation et enfin les eaux, leurs caractéristiques physico-chimiques, leur flore et leur faune invertébrée, sont tour à tour analysées de manière aussi succincte que possible.

Les 36 espèces que compte la faune camarguaise des Odonates sont ensuite placées dans leurs milieux d'élection (pp. 51 à 75) ; les larves sont étudiées en premier et les conditions particulières d'existence de certaines d'entre elles, qui trouvent dans les milieux temporaires, naturels ou artificiels, des biotopes favorables à leur développement, font l'objet d'une analyse d'où il ressort que les fluctuations des effectifs d'imagos sont directement liées aux conditions météorologiques (précipitations).

L'étude des cycles annuels permet ensuite d'en distinguer trois types : tout d'abord, celui qui exige moins d'un an entre la ponte et l'éclosion des imagos. Chez les quatre espèces de ce groupe (Ischnura elegans, Ischnura pumilio, Sympetrum fonscolombei et Crocothemis erythraea), la rapidité de croissance des larves est directement proportionnelle à la température, ce qui leur permet d'effectuer deux générations par an. Un second type de cycle annuel est représenté par les espèces dont la durée totale du développement larvaire est de un an, ou plus, et chez qui l'hiver précédent l'éclosion des imagos se passe soit au dernier soit à l'avant dernier stade ; la première élévation de température au printemps leur permet de se métamorphoser en imagos : c'est pourquoi on les appelle "espèces de printemps". Enfin, le dernier type de cycle annuel est représenté par les espèces dont la durée totale du développement est aussi de un an, ou plus, mais où l'hiver précédent l'envol des imagos se passe soit sous forme d'oeufs, soit sous forme de larves ayant trois mues à effectuer, ou plus, avant d'entrer en métamorphose imaginale. Le laps de temps nécessaire à la réalisation de ces mues retarde l'apparition des imagos ; les Odonates appartenant à ce type sont appelés "espèces d'été".

Les caractères propres au peuplement de la Camargue sont ensuite examinés (pp.76 à 86) et comparés avec ceux des régions voisines. Le fait saillant qui s'en dégage est que la faune des Odonates n'est constituée que d'espèces dont les larves vivent en eau stagnante, avec une réduction de leur nombre en corrélation avec l'augmentation de la salinité des eaux.

L'auto-écologie et la synécologie de deux Zygoptères font l'objet des deux chapitres suivants. Lestes barbarus a été choisi d'une part parce que représentatif des espèces d'été et d'autre part parce que lié aux marais

saumâtres temporaires (pp.87 à 103). Platycnemis acutipennis a, au contraire été choisi parce que représentatif des espèces de printemps et parce que lié aux milieux d'eau douce permanente que sont les canaux (pp.109 à 130).

La comparaison des résultats obtenus pour ces deux espèces et pour d'autres Zygoptères de Camargue, d'Angleterre et d'Amérique font l'objet d'un dernier chapitre, très court (pp.137 à 142), qui résume les résultats obtenus (structure des populations, sex-ratio, longévité, espérance de vie, taux de disparition, effectifs des populations, migrations et déplacements) et qui insiste, en dernier lieu, sur le fait que chez les Zygoptères, les Calopterygidae, les Lestidae et les Coenagriidae sont séparés les uns des autres, outre des critères morphologiques, par des critères biologiques, écologiques et éthologiques, tandis que la famille des Platycnemididae n'est séparée de celle des Coenagriidae que par des critères morphologiques, à l'exclusion de tout autre.

B I B L I O G R A P H I E

AGUESSE (P), 1955 - Note préliminaire sur les Odonates de Camargue. La Terre et la Vie, 4.

AGUESSE (P), 1957 - Notes sur les Odonates de Dordogne. Bull. Soc. Ent. France, T. 62. 1-2.

AGUESSE (P), 1958 - Une sous-espèce nouvelle d'Ischnura en Afrique du Nord. Revue Franc. Ent., 25, 2.

AGUESSE (P), 1959 - Notes sur l'accouplement et la ponte chez Crocothemis erythraea Brullé. Vie et Milieu, 10, 2.

AGUESSE (P), 1959 - Notes biologiques sur l'éclosion des oeufs de quelques Libellulidae. La Terre et la Vie, fasc. 1.

AGUESSE (P), 1958 (paru 1959) - Odonates, Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-orientales, fasc. 4. Suppl. Vie et Milieu; 10, 3.

AGUESSE (P) et PRUJA (J.P), 1957 - Eléments pour une faune des Odonates du Maroc. Bull. Soc. Scienc. Nat. Phys. Maroc, 37, 3.

BERTRAND (H), 1954 - Les Insectes aquatiques d'Europe. Paris.

BIGOT (L), 1958 - Les grands caractères écologiques des milieux terrestres de Camargue. 83 ième congrès Soc. Sav.

BORROR (D.J), 1934 - Ecological studies of Argia moesta (Odonata, Coenagrionidae) by means of marking. Ohio J. Sci. 34.

BOURRELLY (P) et MANGUIN (E), 1950 - Florule algologique d'une rizière de Camargue. La Terre et la Vie, 5.

BUCHHOLTZ (C), 1951 - Untersuchungen au der libellen-gattung Calopteryx - Leach unter besonderer berücksichtigung ethologischer fragen. Zietsch. Tierpsych., 8.

BUCHHOLTZ (C), 1955 - Eine vergleichende ethologie der orientalischen Calopterygiden (Odonata) als beitrag zu ihrer systematischen deutung. Ibid., 12.

BUCHHOLTZ (C), 1956 - Eine Analyse des Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser den Libellen Platycnemis pennipes Pall. und Pl. dealbata Klug. Ibid., 13.

CALVERT (P.P), 1929 - Different rates of growth among animals with special reference to the Odonata. Proc. Amer. Phys. Soc. LXVIII, 3.

CHOPARD (L), 1948 - Libellules de France, Belgique et Suisse. Nouvel Atlas d'Entomologie, 3.

CONCI (C) et NIELSEN (C), 1956 - Odonata, Fauna d'Italia. Calderini, Bologna

CORBET (P.S), 1952 - An adult population study of Pyrrhosoma nymphula (Sulzer), Odonata, Coenagrionidae. Journ. Anim. Ecol. vol. 21, 2.

CORBET (P.S), 1953 - A terminology for the labium of larval Odonata. The Entomologist. 86.

CORBET (P.S), 1954 - Seasonal regulation in british dragonflies. Nature, 174.

CORBET (P.S), 1955 - A critical response to changing length of day in an Insect (Anax imperator). Ibid., 175.

CORBET (P.S), 1955 - The larval stages of Coenagrion mercuriale (Charp. Odonata : Coenagriidae). Proc. R. Ent. Soc. London (A), 30.

CORBET (P.S), 1955 - The immature stages of the emperor dragonfly, Anax imperator Leach (Odonata : Aeschnidae). Ent. Gaz., 6.

CORBET (P.S), 1956 - The influence of temperature on diapause development in the dragonfly Lestes sponsa Hansemann (Odonata : Lestidae). Proc. R. Ent. Soc. London (A), 31.

CORBET (P.S), 1956 - The life - histories of Lestes sponsa (Hansemann) and Sympetrum striolatum (Charpentier) (Odonata). Tidschr. Ent. 99, 4.

CORBET (P.S), 1957 - The life - histories of two spring species of Dragonfly (Odonata : Zygoptera). Ent. Gaz., 8.

CORBET (P.S), 1957 - The life - histories of two summer species of Dragonfly (Odonata : Coenagriidae). Proc. Zool. Soc. London, 128, 3.

GARDNER (A.E), 1950.- The life - history of Sympetrum sanguineum (Müller) (Odonata). Ent. Gaz. 1.

GARDNER (A.E), 1950 - The life - history of Sympetrum s. striolatum Charp. (Odonata). Ibid., 1.

GARDNER (A.E), 1950 - The life history of Aeshna mixta Latreille (Odonata). Ibid. 1.

GARDNER (A.E); 1951 - The life - history of Sympetrum danae Sulzer = S. scoticum Donovan (Odonata). Ibid., 2.

GARDNER (A.E), 1951 - The life - history of Sympetrum fonscolombii Selys Odonata-Libellulidae. Ibid., 2.

GARDNER (A.E), 1951 - The early stages of Odonata. Proc. S. L. Ent. Nat. Hist. Soc. for 1950-51.

GARDNER (A.E), 1952 - The life - history of Lestes dryas Kirby (Ddonata) Ent. Gaz., 3.

GARDNER (A.E), 1953 - The life - history of Leucorrhinia dubia Vanderlind. (Odonata). Ibid., 4.

GARDNER (A.E), 1953 - The life - history of Libellula depressa L. (Odonata) Ibid., 4.

GARDNER (A.E), 1954 - A key to the larvae of the British Odonata. Ibid., 5.

GARDNER (A.E), 1955 - The biology of Dragonflies. Proc. S. L. Ent. Nat. Hist. Soc. for 1954-55.

GARDNER (A.E), 1955 - The egg and mature larva of Aeshna isosceles Müller (Odonata : Aeshnidae). Ent. Gaz. 6.

GARDNER (A.E), 1955 - A study of the genitalia of the two species Sympetrum nigrescens Lucas and S. nigrifemur Selys, with notes on their distribution (Odonata : Libellulidae). Ent. Gaz. 6.

GARDNER (A.E), 1956 - A new record of Sympetrum meridionale Selys (Odonata : Libellulidae). Ibid., 7.

GARDNER (A.E) et MACNEILL (N), 1950 - The life - history of Pyrrhosoma nymphula Sulzer (Odonata). Ibid., 1.

GARDNER (A.E) et MACNEILL (N), 1952 - Breeding dragonflies and equipment for aquatic-stages fieldwork. Ibid., 3.

GARDNER (A.E) et MACNEILL (N), 1952 - Separation of Sympetrum striolatum Charp. and S. sanguineum Müller (Odonata : Libellulidae). Ibid., 3.

GELIN (H), 1920 - A propos de Lestes macrostigma (Evers.) (Névroptère - Odonate). Bull. Soc. Ent. France.

GIARD (A), 1903 - Ponte des Libellules du genre Lestes. Feuilles jeunes Nat.

GRASSE (P.P), 1932 - Observations et remarques sur les migrations d'Odonates. Soc. Ent. France. Livre du Centenaire.

GRASSE (P.P), 1942 - Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. Bull. Soc. Ent. France. XLVII.

GROB (F), 1930 - Biologie der Tiere Deutschlands. Lieferung 30, T. 33. Odonata, Berlin.

JACOBS (M.E), 1955 - Studies on territorialism and sexual selection in Dragonflies. Ecology, 36, 4.

KENNEDY (C), 1915 - Notes on the life - history and ecology of the Dragonflies of Washington and Oregon. Proc. U. St. Nat. Mus., 49.

KENNEDY (C), 1917 - Notes on the life - history and ecology of the Dragonflies of California and Nevada. Ibid., 52.

KRIEGER (F) et KRIEGER-LOIBL (E), 1958 - Beiträge zum Verhalten von Ischnura elegans und Ischnura pumilio (Odonata). Zeitschr. Tierpsy. 15, 1.

LACK (E. et D.), 1951 - Migrations of Insects and Birds through a Pyrenean pass. Journ. An. Ecology, 20.

LAMOTTE (M), 1951 - Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.). Bull. Biol. France et Belgique, Suppl. XXXV.

LOIBL (E), 1958 - Zur Ethologie und Biologie der deutschen Lestiden (Odonata). Zietschr. Tierpsych., 15, 1.

LONGFIELD (C), 1949 - The Dragonflies of the british Isles. London.

LUCAS (W.J), 1930 - The aquatic stages of the british Dragonflies. Ray Soc. London, 117.

MARTIN (R), 1931 - Pseudonevroptères et Névroptères. Hist. Nat. France, 9 bis.

MOORE (N.W), 1952 - On the so-called "territories" of Dragonflies (Odonata, Anisoptera). Behaviour, 4.

MOORE (N.W), 1952 - On the lenght of life of Dragonflies (Odonata, Anisoptera) in the field. Proc. Bristol Nat. Soc., 28.

MOORE (N.W), 1953 - Populations density in adult Dragonflies (Odonata, Anisoptera). Jour. Anim. Ecology, 22.

MOORE (N.W), 1954 - On the dispersal of Odonata. Proc. Bristol Nat. Soc, 22

MORTON (K.J), 1927 - Notes on Odonata observed in the Alpes Maritimes, France. Ent. Month. Mag. LXIII.

MORTON (K.J), 1932 - Further notes on the Odonata of France : Dordogne and Lot. Ibid., LXVIII

MORTON (K.J), 1934 - Notes on some Odonata, Trichoptera and Neuroptera collected in Corsica. Ibid LXX.

NIELSEN (C), 1954 - Notule Odonatologiche, notizie sul gen. Lestes Leach. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 20.

OSBURN (R.C), 1906 - Observations and experiments on Dragonflies in brakish water. Amer. Nat., 40.

PENN (G.H), 1950 - Observations on the noctural habits of adult Dragonflies (Odonata). Proc. Ent. Soc. Washington, 52.

PETIT (G) et SCHACHTER (D), 1954 - Notes sur l'évolution hydrologique et écologique de l'étang du Vaccarès. La Terre et la Vie, 1.

PETIT (G) et SCHACHTER (D), 1954 - La Camargue. Etude écologique et faunistique. Ann. Biol., 30.

PIERRE (A), 1902 - Sur la ponte d'un Neuroptère cecidozoon, Lestes viridis Rev. Scient. Bourb., V, 15.

PIERRE (A), 1904 - Sur l'éclosion des oeufs de Lestes viridis. Ann. Soc. Ent. France, V, 73.

PORTMANN (A), 1921 - Die Odonaten der Umgebung von Basel, Bietrag zur biologischen systematik der Mitteleuropaischen Libellen. Inaug. Diss., Lörrach.

PRENN (F), 1926 - Aus der Nordtiroler Libellenfauna : zur Biologie von Lestes viridis, zur Biologie von Lestes fuscus. Verhd. Zool. Bot. Gesel. Wien, 76, 78.

RAFFY (A), 1932 - Influence des variations de salinité sur la respiration des larves de Libellulides. C. R. Soc. Biol. CIX.

REMY (P), 1925 - Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. Thèse (Vagner, Nancy)

RIS (F), 1909 - in Brauer : die susswasserfauna Deutschlands, 9. Odonata.

RIS (F), 1920 - Übersicht der Mitteleuropäischen Lestes-larven (Odonata). Festschrift für Zschokke; 22, Basel.

ROBERT (P.A), 1958 - Les Libellules (Odonates). Delachaux et Niestlé, Neuchatel.

ROSENBOHM (A), 1927 - Zwei für Baden und Deutschland neu Libellen. Archiv für Insektenkunde des Oben. und der Angr. Lander, II, 3.

ROUSSEAU (E), 1909 - Etude monographique des larves des Odonates d'Europe Ann. Biol. Lac., 3

ROUSSEAU (E), 1921 - Les larves et les nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. Bruxelles.

SCHIEMENZ (H), 1953 - Die Libellen unserer Heimas. Jena.

SCHIEMENZ (H), 1954 - Die Libellenfauna von Sachsen in zoogeographischer betrachtung. Abh. Ber. Staat Mus. Tierk. Dresden, 22, 1.

SCHIEMENZ (H), 1954 - Uber die angebliche bindung der Libelle Leucorrhinia dubia V. d. L. an das Hochmoor. Zool. Jb. Systematik), 82, 5.

SCHMIDT (E), 1929 - Libellen-Odonata. Die Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig.

SCHUSTER (R), 1956 - Beitrag zur Biologie der mediterranen Libelle Crocothemis erythraea Brullé (Odonata). Deut. Ent. Zeits., 3, 1.

SHAFER (G.D), 1923 - The growth of Dragonfly nymphs at the moult and between the moults. Stan. Univ. Publ. Biol. Scien., 3.

SNOW (D.W) et ROSS (K)F), 1952 - Insect migration in the Pyrenées. Ent. Month Mag., 88.

STORCH (O), 1924 - Libellen studien L. Sber. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat, Kl., 1.

STRAUB (E), 1943 - Stadien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung, sowie die Bedeutung des Schlüpfaktes für die systematische Biologie. Archiv. für Nature, N.F. 12, 1.

TALLON (G), 1938 - Les eaux en Camargue au cours de l'année 1937. Bull Soc. Acclim., Actes de la Reserve,

TALLON (G), 1949 - Observations botaniques. La Terre et la Vie, 2.

TALLON (G), 1950 - Observations botaniques. Ibid., 5.

TALLON (G), 1957 - Ruppiacées de Camargue. Ibid., 2-3.

TEYROVSKY (V), 1932 - Agrion puella a Erallagma cyathigerum (Charp.) Crta oekologicko-zoogeographica. Cas. Cs. Mol. Ent., XXIX, 3-4.

TIENSUU (L), 1933 - The Odonata of Sortavala-Parish. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 14, 4.

TILLYARD (R.I), 1909 - Studies in the life-history of Australian Odonata : the life-history of Petalura gigantea;Leach. Proc. Lin. Soc. New-South Wales, 34.

TILLYARD (R.I), 1917 - The biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). Cambridge Univ. Press.

TILLYARD (R.I) et FRASER (F.C), 1938-1940 - A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the Dragonfly wing. Austral. Zool. 9.

VALLE (K.J), 1938 - Zur ökologie der finnischen Odonaten. Ann. Univ. Turk. A., IV, 5.

VALLE (K.J), 1952 - Die verbreitungsverhältnisse der ostfennoskandischen Odonaten. Acta Ent. Fennica, 10

VASSEROT (J), 1957 - Contribution à l'étude du comportement de capture des larves de l'Odonate Calopteryx splendens. Vie et Milieu, 8.

WARREN (A), 1915 - A study of the food habits of the Hawaiian Dragonflies. Coll. of Hawai public. 3, Honolulu.

WESENBERG-LUND (C), 1913.- Odonaten studien. Intern. Rev. Gesam. Hydrob. und Hydrog. IV, 2 à 5.

ZAHNER (R), 1959 - Uber die Bindung der Mitteleuropäischen Calopteryxarten (Odonata, Zygoptera) an der Lebensraum des strömenden wassers. Intern. Rev. Gesam. Hydrobiologie, 44, 1.

Prélèvement quantitatif dans un marais maintenu en eau toute l'année par infiltration d'eau douce à partir d'un canal d'apport (marais de l'Esquineau)

Aspect estival d'un marais camarguais s'asséchant presque chaque année (Relongues).

Biotope d'élection des larves de Lestes barbarus : le marais de la Cerisière moyenne, au printemps.

Biotope d'élection des imagos de Platycnemis acutipennis : la végétation importante qui borde les canaux d'apport d'eau douce (ici, l'Aube de Bouic).

Position des femelles de Pl. acutipennis à l'approche d'un autre Zygoptère.

Femelle de Pl. acutipennis cherchant à se poser à proximité d'une autre déjà en place ; l'intruse sera chassée, la distance séparant les deux femelles n'étant pas suffisante.

Exemple de la pédation exercée par les Araignées aux dépens des Odonates : Une Argiope brünnichi dévorant un Orthetrum cancellatum (Libellulidae).

TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION	1
TECHNIQUES UTILISEES	3
A - pour l'étude des eaux et de leur faune	3
B - pour l'étude des Odonates	10
Première partie	
CHAPITRE I - le milieu	19
1 - le climat	19
2 - les sols	21
3 - les eaux	23
4 - les modifications de ces milieux au cours des 20 dernières années	44
CHAPITRE II - Les Odonates dans le milieu camarguais	51
1 - place des Odonates dans les eaux du delta ...	51
2 - les particularités du peuplement vis-à-vis des régions voisines	76
3 - les particularités du peuplement en lui-même et ses fluctuations d'une année à une autre .	81
Deuxième partie	
CHAPITRE III - Ecologie de Lestes barbarus	89
A - les populations de L.barbarus	89
1 - cycle annuel	89
2 - structure des populations	94
3 - dynamique des populations	96
B - les rapports de L.barbarus et des autres animaux ..	103
1 - relations avec les autres Zygoptères	103
2 - relations avec les Anisoptères	105
3 - relations avec les animaux autres que les Odonates	106

Pages

CHAPITRE IV - Ecologie du Platycnemis acutipennis 109

A - les populations de P. acutipennis 109
1 - cycle annuel 109
2 - structure des populations 115
3 - dynamique des populations 118

B - rapports du P. acutipennis et des autres animaux 130
1 - relations avec les autres Zygoptères 130
2 - relations avec les Anisoptères 133
3 - relations avec les animaux autres que les Odonates 134

CHAPITRE V - Comparaison des résultats et conclusions 137

RESUME 143

BIBLIOGRAPHIE 145

D E U X I E M E T H E S E

Propositions données par la Faculté

"PROBLEMES BIOLOGIQUES EN EAUX SAUMATRES"

Vu et approuvé
Paris, le 14 février 1961
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PERES

Vu
et Permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH